Труды Зоологического института РАН
Том 323, № 3, 2019, с. 313–346
10.31610/trudyzin/2019.323.3.313

УДК 599.323

Дальневосточные полевки *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий клык Приморского края России

Л.Л. Войта[1]*, Ф.Н. Голенищев[1] и М.П. Тиунов[2]

[1]*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mails: leonid.voyta@zin.ru, fedor.golenishchev@zin.ru*

[2]*Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии Дальневосточного отделения Российской академии наук, пр-т 100-летия, 159, 690022, Владивосток, Россия; e-mail: tiunov@biosoil.ru*

РЕЗЮМЕ

В статье дается описание материала по дальневосточным полевкам *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий Клык, который представлен в основном изолированными зубами. Была изучена морфология и размерная изменчивость первого нижнего коренного зуба (m1) (n = 542). В материале *было определено наличие A. fortis*, *A.* cf. *maximowiczii*, *A.* cf. *oeconomus*, *A.* cf. *mongolicus*. Возможные колебания палеоареалов в позднем плейстоцене и голоцене, широкие пределы варьирования формы антероконида m1 среднеразмерных видов дальневосточных полевок и неопределенность, связанная с возможным присутствием в ископаемом материале «архаичных» и/или «уклоняющихся» морфотипов m1, не позволили нам однозначно определить виды. Применение методов геометрической морфометрии показало, что форма антероконида m1 варьирует в широких пределах без четкой видоспецифичности, т.е. каждый зуб имеет такую форму антероконида, которая в заданных пределах варьирования может отчасти повториться в любой другой популяции этого и/или другого вида.

Ключевые слова: видовое определение, геометрическая морфометрия, морфологическая изменчивость, одонтология, первый нижний коренной зуб, *Alexandromys*, Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia

Far-Eastern grey voles *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Medvezhyi Klyk cave Late Pleistocene–Holocene deposits, Primorskii Kray, Russia

L.L. Voyta[1]*, F.N. Golenishchev[1] and M.P. Tiunov[2]

[1]*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab. 1, Saint Petersburg, 199034, Russia; e-mails: leonid.voyta@zin.ru, fedor.golenishchev@zin.ru*

[2]*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia; e-mail: tiunov@biosoil.ru*

ABSTRACT

The current paper describes material from Medvezhyi Klyk Cave Late Pleistocene–Holocene deposits that represented mostly by isolated teeth. The morphology and size variation of the first lower teeth (n = 542) were studied. There are *Alexandromys fortis*, *A.* cf. *maximowiczii*, *A.* cf. *oeconomus*, *A.* cf. *mongolicus* determined in the material. We could not determine the taxa due to uncertainty in a spatial variation of the species ranges during Late

**Автор-корреспондент / Corresponding author*

Pleistocene and Holocene, a broad variety of the m1 anteroconid shape among medium-sized species of voles, and supposed presence “archaic” and “deviant” morphotypes of m1. Geometric morphometrics methods were shown the broad variety of the m1 anteroconid shape without strict species-relation, i.e., each tooth shows proper anteroconid shape, which can repeat within limits in populations in and among species.

Key words: species identification, geometric morphometrics, morphological variability, odontology, first lower molar, *Alexandromys*, Arvicolinae, Cricetidae, Rodentia

ВВЕДЕНИЕ

Дальневосточные полевки *Alexandromys* Ognev, 1914 представлены в мировой фауне 12 видами из них в современной фауне Восточной Сибири и Дальнего Востока России 9 видов (Абрамсон и Лисовский [Abramson and Lissovsky] 2012): *Alexandromys fortis* (Büchner, 1889), *A. maximowiczii* (Schrenk, 1859), *A. mujanensis* (Orlov et Kovalskaja, 1975), *A. evoronensis* (Kovalskaja et Sokolov, 1980), *A. sachalinensis* (Vasin, 1955), *A. middendorffii* (Poljakov, 1881), *A. mongolicus* (Radde, 1861), *A. shantaricus* (Ognev, 1929) и *A. oeconomus* (Pallas, 1776). На территориях Северо-Восточной Монголии, Центрального, Северо- и Юго-Восточного Китая, Северной Кореи и Японии встречаются пять видов этой группы *A. fortis, A. maximowiczii*, *A, mongolicus, A. oeconomus, A. limnophilus* (Büchner, 1889), а также две островные формы – *A. montebelli* (Milne-Edwards, 1872) и *A. kikuchii* (Kuroda, 1920) (Courant et al. 1999; Smith and Xie 2008). Видовое разнообразие рода сконцентрировано к северу от 45° с.ш. и к востоку от 105° в.д. В новейшее время в пределах этой области представления о границах распространения некоторых видов были расширены: *A. middendorffii, A. mujanensis, A. evoronensis, A. shantaricus* (Lissovsky et al. 2009, 2018; Шереметьева и др. [Sheremetyeva et al.] 2010; Dokuchaev 2014; Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2018). Большинство этих видов имеют незначительный уровень видовой дифференциации, который был выявлен по данным экспериментальной гибридизации и молекулярно-генетического анализа. Диагностика их только по традиционным морфологическим критериям часто бывает затруднена и основана на совокупном использовании нескольких групп признаков – внешнего вида, черепа, зубов, бакулюма, однако в анализе ископаемого материала мы можем использовать только зубы.

В этом случае диагностика базируется в основном на анализе первого нижнего коренного зуба (m1). Вопрос диагностики рецентных *A. fortis* и *A. maximowiczii* относительно успешно был решен ранее с использованием совокупности как метрических параметров, так и формы передней непарной петли антероконида m1 (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). С появлением методов геометрической морфометрии появилась надежда, что можно будет разработать диагностику этих видов с использованием только зубных признаков и в дальнейшем применить ее для определения ископаемого материала. Привлекая ископаемый материал из области современного обитания представителей рода, можно пытаться реконструировать историю формирования ареалов и возможные направления морфологических преобразований, по крайней мере, по сложности и частоте встречаемости морфотипов m1. Согласно опубликованным данным в среднеплейстоценовых отложениях Юго-Западного Забайкалья (Тологой, верхняя толща) встречаются *A. fortis, A.* cf. *oeconomus, A.* cf. *mongolicus, A.* cf. *maximowiczii* (Агаджанян и Ербаева [Agadzhanyan and Erbayeva] 1983; Алексеева [Alekseeva] 2005); *A.* ex gr. *middendorffii* (как *Microtus* ex gr. *middendorfi-hyperboreus*) отмечена в средне-плейстоценовых отложениях Чукотки (Ледовый обрыв, верхний костеносный горизонт, слой 12); *A. oeconomus* и *A. middendorffii* отмечены в позднеплейстоценовых отложениях Чукотки (Мамонтовый обрыв) (Агаджанян и Ербаева [Agadzhanyan and Erbayeva] 1983); *A. oeconomus, A. mongolicus, A. fortis, A.* ex gr. *maximowiczii* отмечены в позднеплейстоценновых и голоценовых отложениях Южного Приморья (пещера Близнец) (Алексеева и Голенищев [Alekseeva and Golenishchev] 1986). Кроме того был проведен молекулярный анализ гена cytB ископаемого материала из пещеры Медвежий Клык (Haring et al. 2015). Авторы использовали 36 зубов m1 из разных литологических слоев,

предварительное определение которых было сделано на основе рисунка жевательной поверхности. В выборку вошли зубы *A. fortis*, а также предположительно *A. maximowiczii*, *A. oeconomus*, *A.* ex. gr. *maximowiczii*, и *Alexandromys* indet. 2, однако убедительно доказать присутствие в материале, кроме *A. fortis*, двух других видов – *A. maximowiczii* и *A. oeconomus* – молекулярными методами не удалось.

Ранее опубликованные результаты анализа рисунка жевательной поверхности дальневосточных полевок показывают, с одной стороны, наличие «архаичных морфотипов» (*sensu* Малеева [Maleeva] 1976; Большаков и др. [Bolshakov et al.] 1980), с другой стороны – сходство морфотипов некоторых видов по отдельным признакам («экономусное слияние» (= «economus-like fusion»; «раттиципоидное слияние» *sensu* Поздняков [Pozdnyakov] 2010: 148) *A. oeconomus/A. shantaricus*) (см. Dokuchaev 2014), либо в целом по форме рисунка (*A. middendorffii/A. maximowiczii*) (см. Voyta et al. 2013; Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2018). Все это усложняет видовое определение ископаемого материала.

Целью настоящей статьи является описание разнообразия морфотипов и размерной изменчивости первого нижнего коренного зуба (m1) дальневосточных полевок из позднеплейстоценовых и голоценовых отложений пещеры Медвежий Клык (Приморский край, Россия) с попыткой видового определения материала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе проанализированы ископаемые остатки (изолированные зубы m1) полевок *Alexandromys* (n = 542) из пещеры Медвежий Клык (Приложение 1). Кроме того, для повышения точности определения ископаемого материала были использованы рецентные выборки из коллекций Зоологического института РАН (ZIN; Санкт-Петербург), Института систематики и экологии животных СО РАН (ИСЭЖ СО РАН; Новосибирск), ФНЦ биоразнообразия ДВО РАН (IBSS; Владивосток) и материалы М.Н. Мейер, хранящиеся в ЗИН РАН (ММ) (см. Приложение 2).

Половой диморфизм и возрастная изменчивость размеров и формы зуба m1 исследованы ранее (Voyta et al. 2013). Было показано отсутствие значимых различий между возрастными группами «полувзрослые»–»взрослые» и между полами. В анализе использовали экземпляры с полностью сформировывавшейся жевательной поверхностью m1 и третьего верхнего коренного зуба (M3).

Изображения жевательной поверхности каждого зуба m1 были получены с помощью рисовального аппарата Zeiss Stemi SR (окуляр 10×25, увеличение ×5). Далее полученные изображения оцифровывали на планшетном сканере Epson Perfection V300 с разрешением 200 dpi. Часть материала (ИСЭЖ СО РАН) фотографировали с помощью бинокуляра МБС-9 и цифрового фотоаппарата Nikon CoolPix 4500. Все изображения m1 выполнялись одним исследователем (ЛВ) в период с 2004 по 2017 гг.; архив изображений и рисунки хранятся в ЗИН РАН. Измерения жевательной поверхности m1 проводили на оцифрованных изображениях зубов (рисунки или фотографии) с использованием экранного дигитайзера tpsDig ver. 1.40 (Rohlf and Slice 1990) по стандартной схеме (Рис. 1). Каждое изображение снабжалось масштабной шкалой; в процессе измерений для каждого зуба проводилась корректировка масштаба (процедура «Set Scale» в программе tpsDig), что снижало влияние «ошибки измерения», возникающей из-за различий в абсолютных величинах объектов и, соответственно, расстоянии от плоскости объектива до плоскости фокусировки (при работе с рисовальным аппаратом и при фотографировании зубов).

Морфометрия. Сохранность ископаемого материала позволила метрически проанализировать 250 зубов m1 из отложений пещеры Медвежий Клык. Для сравнения были включены в анализ 230 зубов современных полевок – *A. fortis, A. maximowiczii, A. middendirffii, A. oeconomus, A. mongolicus.* В это число попали зубы тех экземпляров, которые были датированы молекулярными методами (далее – «ваучерные экземпляры», «ваучерная выборка» из природы) по гену cytB: *A. maximowiczii* (n = 12; выборка «Амалат» см. Приложение 2); *A. middendirffii* (ваучерный экз. ZIN 100581; выборка «Ботагол», *ibid.*); *A. mongolicus* (ваучерный экз. ZIN 104310;

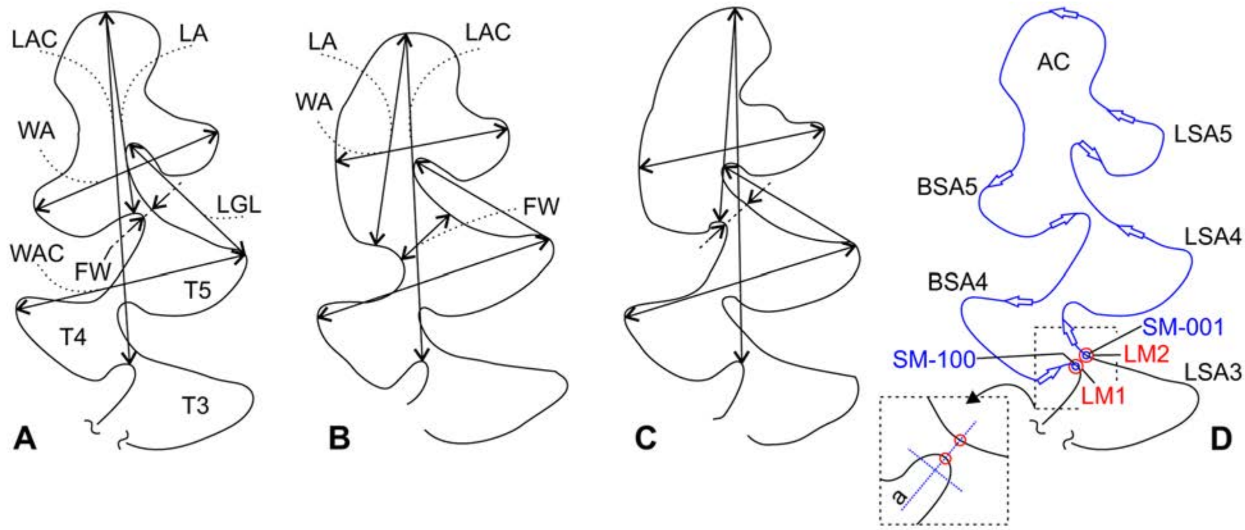


Рис. 1. Обозначение элементов зуба m1, положения линии полуметок SSL (D), и промеров (A–C). Сокращения: a – вспомогательная линия размещения полуметок; AC – головка антероконида; BSA*n* – буккальный выступающий угол; LSA*n* – лингвальный выступающий угол; SM-001, SM-100 — первая и сотая полуметки; другие сокращения см. в разделе «Материал и методы».

Fig. 1. The m1 tooth parts and semi-landmark SSL line position (D), and the measurements (A–C). Abbreviations: a – line for correct positioning of semi-landmarks; AC – anterior cap of an anteroconid; BSA*n* – buccal salient angle; LSA*n* – lingual salient angle; SM-001, SM-100 – the first and hundredth semi-landmarks; see also “Matherial ...” part.

выборка «Багдарин», *ibid*.). Для измерения передней части зуба (антероконида) использовали 6 промеров: FW – ширина «*экономусного* слияния» дентиновых полей головки антероконида и лингвального угла T5 («oeconomus-like» fusion width); LA – наибольшая длина антероконида (anteroconid length); LAC – длина головки антероконида (anteroconid cap length); LGL – лингвальная длина антероконида (anteroconid lingual length); WA – наибольшая ширина антероконида (anteroconid width); WAC – ширина головки антероконида (anteroconid cap width). Длина антероконида (LA) использовалась нами для сравнительного анализа размера зубов, т.к. для значительного количества ископаемых зубов невозможно было измерить общую длину зуба.

Для описания формы жевательной поверхности антероконида (процедура формализации морфотипов) использовалась методика «скользящих полуметок» (SSL – sliding semi-landmark; Zelditch et al. 2004: 399; Perez et al. 2006). Для плавного контура передней непарной петли m1 полевок, где нет резких перегибов, либо иных структур, позволяющих расставить отдельные метки, существует проблема применения стандартной методики описания формы «гомологичными» метками («true landmarks»; о типах меток см. Zelditch et al. 2004). Ранее делались попытки использовать ландмарки для описания формы m1 полевок, где передняя непарная петля не включалась в анализ, а метки расставлялись на перегибах входящих и выступающих углов (McGuire 2010, 2011; Voyta et al. 2013). Способ SSL подходит для описания формы непрерывного контура. На первом этапе нашего анализа в программе tpsDig2 ver. 2.31 (Rohlf 2007) контур антероконида описывался («обрисовывался») линией с использованием инструмента «Draw background curves». Далее эта линия заменялась на 100 полуметок (Рис. 1D) процедурой «выравнивание линии контура по длине» («aligning of curve by length», см. вкладку «Resample curve»). В результате все анализируемые зубы были представлены наборами из 100 полуметок с одинаковыми расстояниями между ними в пределах каждого контура.

Дальнейший анализ предполагал проведение процедуры прокрустова анализа (Rohlf and Slice 1990), что в стандартной ситуации (применение стандартных меток; см., например, Voyta

et al. 2013, fig. 1) позволяет получить для каждого отдельного объекта прокрустовы координаты, или, другими словами, декартовы координаты меток в пределах единого пространства, задаваемого «усредненной» консенсусной позицией меток выборки. При условии «гомологичного» положения каждой используемой метки на той или иной структуре объекта смысл прокрустова анализа интуитивно понятен: для трех объектов A, B, C определяется положение метки гомологичной структуры по осям абсцисс и ординат; далее проводится прокрустов анализ, который, в упрощенном виде можно представить, как вычисление средней позиции метки для A, B, C – т.е. получение метки «консенсусной позиции». Одним из важных результатов прокрустова анализа является «стандартизация» значений координат метки для всех объектов, и, соответственно, индивидуальная позиция метки каждого из анализируемых объектов имеет разницу значений с «консенсусной позицией», что и используется в качестве меры различий. Однако при использовании SSL каждая отдельная полуметка в зависимости от длины контура будет занимать различные положения от одного объекта к другому. Для всех зубов только полуметки 1 и 100 имеют одинаковое положение «нулевых точек», определяя начало и конец контура по гомологичным участкам буккального и лингвального входящих углов в основании антероконида (Рис. 1D).

Как в ситуации нестабильности положения меток в пределах контура провести стандартизацию значений их координат? Для этого были сформированы два вспомогательных файла – «Link file» и «Slider file» (Приложение 3). Первый из них определяет количество анализируемых полуметок (например, в случае смешанного анализа могут быть использованы «гомологичные метки» и полуметки, см. Zelditch et al. 2004: fig. 15.7), второй определяет положение каждой полуметки относительно предыдущей и последующей. Именно «Slider file» и позволяет решить проблему «персонализации» каждой полуметки в пределах контура, что возможно с применением разных моделей (подробнее см. Perez et al. 2006). Это дает возможность провести прокрустов анализ. Для проведения прокрустова анализа с использованием SSL применялась программа tpsRelw ver. 1.35 (Rohlf 2003), использующая модель выравнивания «энергии искривления» (bending energy model; см. Zelditch et al. 2004: 399; Perez et al. 2006).

Для получения консенсусного («consensus» *sensu* Rohlf 1999) изображения рисунков жевательной поверхности m1 рецентных популяций *A. fortis, A. maximowiczii, A. middendirffii, A. oeconomus, A. mongolicus* были использованы SSL и программа tpsSuper ver. 1.14 (Rohlf 2004).

Схема анализа формы m1. Процедура описания контура антероконида m1 проводилась на основании 100 SSL (Рис. 2C) отдельно для каждой выборки: *A. fortis* (n = 54), *A. maximowiczii* (n = 45), ваучерные экземпляры *A. maximowiczii* с р. Малый Амалат (n = 12; cytB), *A. middendirffii* (n = 44), *A. oeconomus* (n = 66), *A. mongolicus* (n = 12) и выборка пещеры Медвежий Клык (n = 250). Далее, отдельно для каждой из рецентных выборок была проведен прокрустов анализ (Рис. 2: D1). Консенсус (т.е. значение координат полуметок консенсусной конфигурации) каждой выборки был включен в файл «*.tps» как новый экземпляр. После этого все файлы «*.tps» рецентных выборок были скомбинированы в единый файл и проанализированы с использованием tpsRelw (Рис. 2: E1). Этот анализ позволил оценить различия/сходство по форме антероконида с использованием SSL на экземплярах, для которых известно видовое определение. Вторая часть анализа включала комбинированные в общий файл данные по всем выборкам, включая материал из пещеры (Рис. 2: D2, E2). Такая процедура пошагового PCA предполагала обнаружение направлений изменчивости формы m1 среди рецентных видов, с последующим включением ископаемого материала (Рис. 2F).

Статистический анализ. «Описательная статистика», анализ главных компонент (PCA) проводились с использованием пакета PAST ver. 3.15 (Hammer et al. 2001). В качестве переменных для описательной статистики использовали логарифмированные линейные промеры. В качестве переменных для PCA использовали прокрустовы координаты, полученные на основании прокрустова анализа 100 SSL в программе tpsRelw (первый и второй анализ), и логарифмированные линейные промеры (третий анализ). Парный дискриминантный анализ с перестановочным тестом проводился в программе MorphoJ ver. 1.06d (Klingenberg 2011).

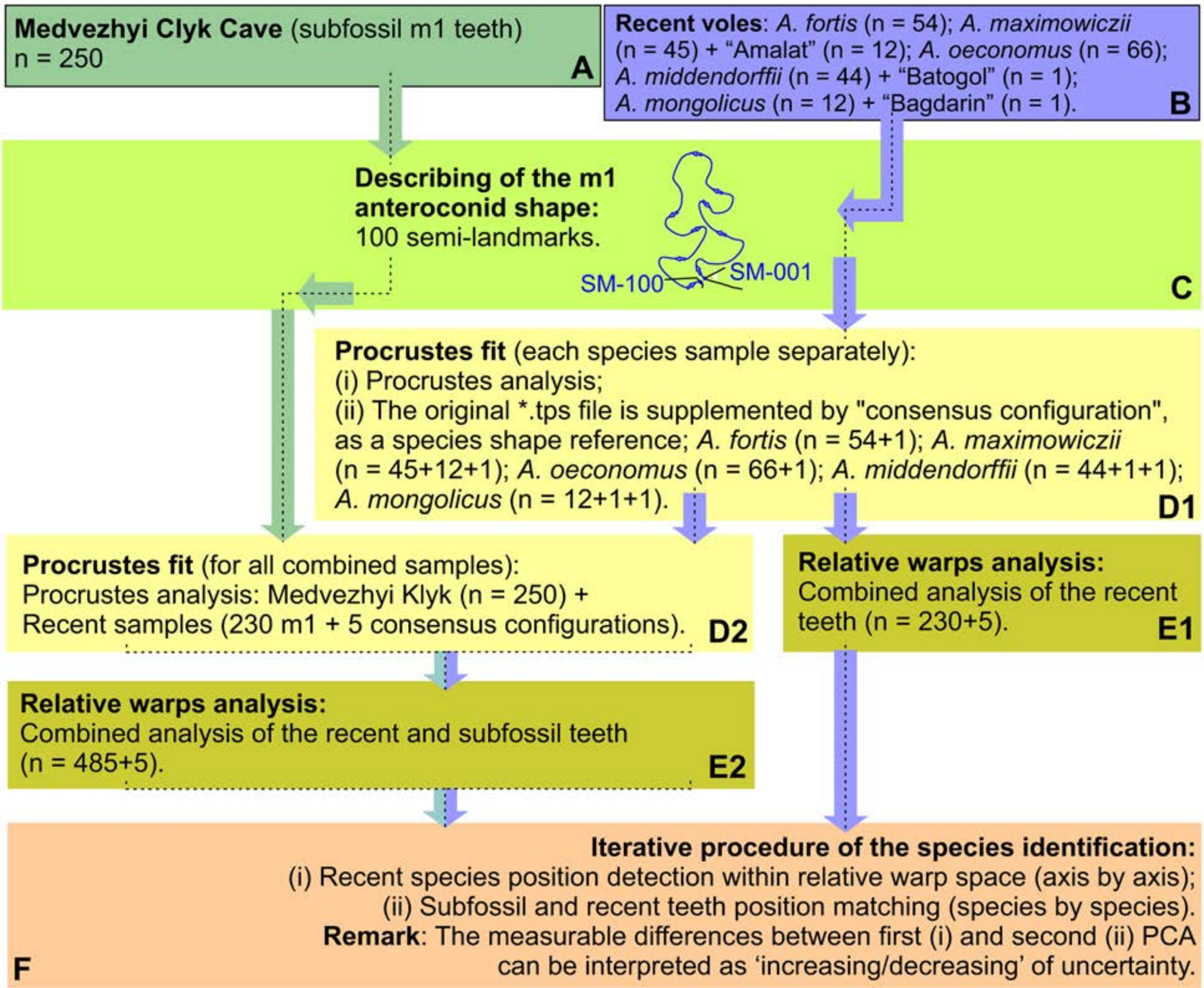


Рис. 2. Схема анализа формы m1: A – ископаемая выборка (n = 250); B – рецентные выборки *A. fortis, A. maximowiczii, A. oeconomus, A. middendorffii, A. mongolicus* (см. «Приложение 2»); C – раздел «Описание формы антероконида m1»; D – разделы прокрустова анализа для рецентных выборок (D1) и ископаемой выборки (D2); E – разделы анализа главных компонент для рецентных выборок (E1) и ископаемой выборки (E2); F – раздел рассмотрения результатов, где данные по рецентным выборкам (E1) применяются к интерпретации E2 и видовой диагностики ископаемых зубов. См. пояснения в тексте.

Fig. 2. The m1 shape analysis algorithm. A – the fossil sample (n = 250); B – the recent samples of *A. fortis, A. maximowiczii, A. oeconomus, A. middendorffii, A. mongolicus* (see Appendix 2); C – the analysis part for m1 anteroconid shape description; D – procrustes analysis parts for recent (D1) and fossil (D2) samples; E – the Principal component analysis parts for recent (E1) and fossil (E2) samples; F – the result explanatory part where E1 results applied to the E2 results discussion and species identification of fossil teeth. For details, see text.

Краткая характеристика пещеры Медвежий Клык

Пещера Медвежий Клык (Medvezhyi Clyk Cave) расположена на хребте Лозовый (N43°01´ E133°01´) на высоте 465 м над ур. м. в южных отрогах хребта Сихотэ-Алинь Южного Приморья и содержит позднеплейстоценовые и голоценовые осадочные отложения, обогащенные костными остатками позвоночных животных. В публикациях (Панасенко и Тиунова [Panasenko and Tiunov] 2010; Панасенко и Холин [Panasenko

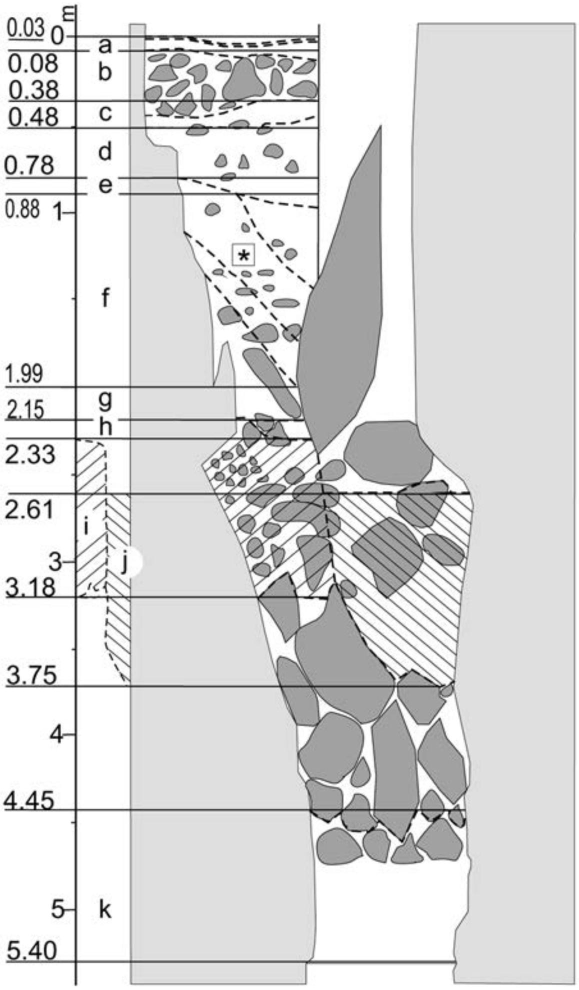


Рис. 3. Схема пещеры Медвежий Клык. Сокращения: a–k слои рыхлых отложений; звездочкой обозначено место отбора проб для определения абсолютного возраста отложений.

Fig. 3. The scheme Medvezhyi Clyk Cave. Abbreviations: a–k – the loose sediment layers; a star marked the position of sample for absolute age determination.

and Kholin] 2011) дано подробное послойное описание типов осадков на глубину около 5 м (Рис. 3). В пещере обнаружены остатки мелких млекопитающих, принадлежащих отрядам Lipotyphla, Chiroptera, Lagomorpha, Rodentia. Кроме того, для слоя на глубине 1.08–1.18 м получена радиоуглеродная дата по плечевой кости *Ursus arctos* 13790–14200 л.н. (cal BP; ГИН-13479). Сборы по *Alexandromys* хранятся в лаборатории териологии ЗИН РАН под общим номером ZIN 104913.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфотипы рисунка жевательной поверхности m1 ископаемого материала

Сравнительный анализ зубов из рыхлых отложений пещеры Медвежий Клык позволил диагностировать *A. fortis* по наличию типичных для современных популяций морфотипов m1. Типичные, или «основные» (*sensu* Малеева [Maleeva] 1976) морфотипы ранее были выявлены для этого вида традиционным способом через подсчет частот их встречаемости (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996: рис. 70), либо с использованием методов геометрической морфометрии (Рис. 4) (см. Voyta et al. 2013). В Приложении 4 (Рис. Прил. 4-1) показано соотношение консенсусного изображения, полученного на основании анализа формы 54 зубов m1 *A. fortis* из рецентных популяций юга Восточной Сибири и Приморья. Кроме

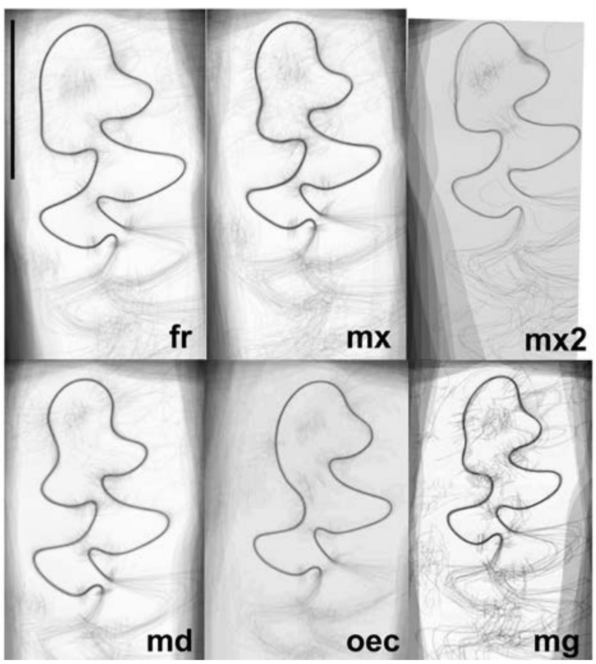


Рис. 4. Консенсусные изображения рецентных выборок на основе 100 SSL для *A. fortis* (fr), *A. maximowiczii* (mx), *A. oeconomus* (oec), *A. middendorffii* (md), *A. mongolicus* (mg). «mx2» – выборка *A. maximowiczii* из окр. п. Малый Амалат.

Fig. 4. Consensus images of recent samples based on 100 SSL for *A. fortis* (fr), *A. maximowiczii* (mx), *A. oeconomus* (oec), *A. middendorffii* (md), *A. mongolicus* (mg). “mx2” – sample *A. maximowiczii* from Maliy Amalat Village vicinity.

этого, в материале были отмечены зубы, возможно принадлежащие полевке-экономке, определенные нами как *Alexandromys* cf. *oeconomus*. При работе с этой условной группой сомнение вызвали зубы нетипичного для полевки-экономки морфотипа, когда лингвальная петля LSA5 антероконида (обозначения см. на Рис. 1) сильно редуцирована (вплоть до гладкого профиля) при развитом «экономусном слиянии» дентиновых полей головки и петли T5 (Приложение 4: Рис. Прил. 4-2). Часть зубов была отнесена в условную группу *Alexandromys* cf. *maximowiczii*, куда по форме рисунка жевательной поверхности могут быть отнесены зубы и *A. maximowiczii*, и *A. middendorffii* согласно отмеченному ранее сходству между этим видами (Voyta et al. 2013: fig. 6). Это сходство видно по консенсусным изображениям m1 (Рис. 4). Были исследованы и мелкие зубы, которые были определены нами как *Alexandromys* cf. *mongolicus*. В целом форма их жевательной поверхности отличается от монгольской полевки из Юго-Восточного Забайкалья (выборка «Соктуй-Милозан» см. Приложение 2).

Размерная характеристика жевательной поверхности m1 ископаемого материала

Материал из пещеры Медвежий Клык был промерен и распределен по группам согласно предварительному определению: *A. fortis*, *A.* cf. *maximowiczii*, *A.* cf. *oeconomus*, *A.* cf. *mongolicus*. Внутри каждой группы зубы промеряли с учетом литологических слоев. Ископаемый материал сопоставлялся с метрическими данными по современным видам полевок (Табл. 1–4). Размеры зубов и рецентных и ископаемых форм полевок этого рода значительно варьируют. При этом по средним значениям самые крупные зубы (по LA) *A. fortis* отмечены в верхних слоях пещерных отложений (слой a, m(LA) = 1.14 мм), самые мелкие – в рецентной популяции этого вида из окрестностей п. Сергеевка (Приморье; m(LA) = 0,85 мм) (см. Табл. 1). Группа среднеразмерных полевок четко отличается по общим размерам зубов от крупной *A. fortis*. При этом средние значения длины антероконида (LA) варьируют в общих пределах от 0.74 мм (современная выборка *A. oeconomus* из окрестностей п. Оссора) до 0.92 мм (современная выборка *A. middendorffii* с оз. Кета). Внутри группы *A.* cf. *maximowiczii* ископаемые зубы сопоставимы с современными, либо по крайним значениям чуть мельче (слои f и g, min(LA) = 0.64; 0.65 мм). Также ваучерные экземпляры *A. maximowiczii* и *A. middendorffii* имеют относительно мелкие зубы (Табл. 2). Для группы *A.* cf. *oeconomus* ископаемые зубы чуть крупнее, чем современные. Показатель «экономусного слияния» (FW) ископаемых зубов немного уступает современным, но хорошо дифференцирует эту группу от группы *A.* cf. *maximowiczii* / *A. maximowiczii* / *A. middendorffii*, за исключением ваучерных экземпляров *A. maximowiczii* с р. Малый Амалат (Табл. 2, 3). Зубы мелких полевок *A.* cf. *mongolicus* оказались несколько крупнее, чем зубы современного вида *A. mongolicus* (Табл. 4).

Форма жевательной поверхности m1 современных видов *Alexandromys*

Первый этап анализа главных компонент современных выборок полевок на основе 100 SSL (Рис. 2: D1, E1) показал в целом слабые различия между видами. Вдоль первой главной компоненты, которая описывает 27% общей дисперсии, проявились заметные различия только между *A. oeconomus* и другими видами полевок. Полевки *A. fortis, A. maximowiczii, A. middendorffii* сформировали единую группу полигонов в пределах пространства первой и второй (14.5% дисперсии) главных компонент. Выборка ваучерных экземпляров *A. maximowiczii* и выборка *A. mongolicus* чуть сместились в область полигона *A. oeconomus* (Рис. 5A). Просмотр характера распределения анализируемых экземпляров вдоль других главных компонент выявил некоторое обособление *A. mongolicus* по оси 7 (3.4% дисперсии) (Рис. 5B).

Введенные в файлы «*.tps» консенсусные конфигурации современных видов (т.е. формирование комбинированных файлов) позволили нам оценить «средние позиции» каждого полигона (Рис. 6). Фактически консенсусные конфигурации выполнили роль «центроидов» каждой выборки. На Рис. 6 видно, что консенсусы *A. fortis*, *A. maximowiczii*, *A. middendorffii* располагаются близко друг к другу в положительной области первой

Таблица 1. Сравнение размеров зубов *Alexandromys fortis* из пещеры Медвежий Клык (позднеплейстоценовые–голоценовые отложения) и современных популяций. Промеры даны в миллиметрах и представлены средним значением, ошибкой среднего значения, стандартным отклонением, минимальным и максимальным значениями и объемом выборки в скобках. Сокращения: FW ширина « *экономусного* слияния»; LA наибольшая длина антероконида; LAC длина головки антероконида; LGL лингвальная длина антероконида; WA наибольшая ширина антероконида; WAC ширина головки антероконида (Рис. 1)

Table 1. Comparison of the tooth measurements of *Alexandromys fortis* from Medvezhyi Clyk Cave (late Pleistocene–Holocene deposits) and recent populations. Measurements in millimeters are presented as the mean, standard error of mean, standard deviation, range and number of specimens in parentheses. Abbreviations: FW “oeconomus-like” fusion width; LA anteroconid length; LAC anteroconid cap length; LGL anteroconid lingual length; WA anteroconid width; WAC anteroconid cap width (Fig. 1)

Layer[1]/Locality	FW	LAC	LA	LGL	WA	WAC
a	0.10±0.02/ 0.06–0.14 (3)	1.14±0.11/ 1.00–1.36 (3)	1.91±0.12/ 1.78–2.15 (3)	0.88±0.08/ 0.74–1.04 (3)	1.07±0.04/ 0.99–1.14 (3)	1.29±0.04/ 1.21–1.37 (3)
b	0.15±0.01/0.05/ 0.06–0.28 (12)	1.00±0.02/0.09/ 0.88–1.23 (12)	1.74±0.03/0.11/ 1.55–1.94 (12)	0.81±0.02/0.07/ 0.70–0.94 (12)	1.03±0.01/0.06/ 0.94–1.15 (12)	1.30±0.01/0.06/ 1.21–1.42 (12)
c	0.12±0.009/0.02/ 0.08–0.16 (8)	1.06±0.01/0.04/ 1.00–1.13 (8)	1.82±0.04/0.11/ 1.66–1.96 (8)	0.79±0.02/0.07/ 0.65–0.89 (8)	1.06±0.02/0.06/ 0.96–1.14 (8)	1.29±0.02/0.08/ 1.16–1.39 (8)
d	0.12±0.006/0.02/ 0.08–0.17 (18)	1.02±0.02/0.11/ 0.88–1.34 (18)	1.75±0.03/0.15/ 1.56–2.08 (18)	0.78±0.02/0.10/ 0.61–0.97 (18)	1.04±0.02/0.09/ 0.93–1.27 (18)	1.27±0.02/0.09/ 1.13–1.47 (18)
e	0.11 (2)	0.89; 0.97 (2)	1.52; 1.59 (2)	0.68; 0.61 (2)	0.92; 0.98 (2)	1.63; 1.11 (2)
f	0.11±0.005/0.02/ 0.09–0.15 (14)	0.93±0.01/0.07/ 0.77–1.08 (14)	1.61±0.02/0.09/ 1.44–1.88 (14)	0.74±0.01/0.06/ 0.65–0.91 (14)	0.99±0.01/0.07/ 0.85–1.12 (14)	1.20±0.02/0.09/ 1.03–1.39 (14)
i	0.11±0.003/0.009/ 0.09–0.12 (9)	0.93±0.04/0.12/ 0.80–1.20 (9)	1.63±0.05/0.16/ 1.44–1.99 (9)	0.73±0.04/0.12/ 0.58–0.99 (9)	0.99±0.04/0.12/ 0.85–1.27 (9)	1.21±0.05/0.16/ 0.98–1.54 (9)
j	0.12±0.008/0.02/ 0.08–0.15 (9)	0.92±0.02/0.08/ 0.80–1.05 (9)	1.59±0.03/0.09/ 1.45–1.71 (9)	0.69±0.02/0.07/ 0.60–0.83 (9)	0.93±0.02/0.08/ 0.81–1.05 (9)	1.17±0.02/0.08/ 1.04–1.29 (9)
[f1] Klykov	0.12±0.07/0.02/ 0.08–0.15 (12)	1.03±0.01/0.05/ 0.94–1.10 (12)	1.80±0.01/0.06/ 1.68–1.91 (12)	0.84±0.02/0.10/ 0.72–1.03 (12)	1.13±0.01/0.05/ 1.04–1.24 (12)	1.32±0.009/0.03/ 1.28–1.40 (12)
[f2] Putiatin	0.13±0.008/0.02/ 0.08–0.19 (12)	1.00±0.02/0.08/ 0.87–1.21 (12)	1.67±0.03/0.13/ 1.45–2.00 (12)	0.70±0.02/0.07/ 0.60–0.87 (12)	0.98±0.02/0.06/ 0.89–1.11 (12)	1.20±0.02/0.08/ 1.07–1.36 (12)
[f3] Sergeevka	0.10±0.007/0.01/ 0.08–0.13 (6)	0.85±0.01/0.04/ 0.79–0.90 (6)	1.52±0.03/0.07/ 1.44–1.64 (6)	0.71±0.009/0.02/ 0.69–0.74 (6)	0.94±0.02/0.07/ 0.85–1.06 (6)	1.12±0.01/0.04/ 1.04–1.18 (6)
[f4] Soktuy-Milozan	0.10±0.003/0.01/ 0.07–0.14 (24)	0.89±0.01/0.09/ 0.72–1.07 (24)	1.57±0.02/0.11/ 1.32–1.76 (24)	0.71±0.01/0.06/ 0.60–0.88 (24)	0.93±0.01/0.08/ 0.78–1.06 (24)	1.17±0.01/0.06/ 1.04–1.27 (24)

Примечание: [1] слои пещерных отложений Медвежий Клык (Рис. 3); [f1] Klykov о. Клыков, залив Петра Великого, Японское море, Приморский кр., Россия; [f2] Putiatin виварная колония с о. Путятин, залив Петра Великого, Японское море, Приморский кр., Россия; [f3] Sergeevka п. Сергеевка, Приморский кр., Россия; [f4] Soktuy-Milozan виварная колония из п. Соктуй-Милозан, Забайкальский кр., Россия.

Note: [1] the layers from Medvezhyi Clyk Cave deposits (Fig. 3); [f1] Klykov Klykov Island, Peter the Great Bay, the Sea of Japan, Primorskiy Kray, Russia; [f2] Putiatin artificial sample from Putiatin Island, Peter the Great Bay, the Sea of Japan, Primorskiy Kray, Russia; [f3] Sergeevka Sergeevka Village, Primorskiy Kray, Russia; [f4] Soktuy-Milozan artificial sample from Soktuy-Milozan Village, Zabaikalskiy Kray, Russia.

Таблица 2. Сравнение размеров зубов *Alexandromys* cf. *maximowiczii* из пещеры Медвежий Клык (позднеплейстоценовые–голоценовые отложения) и современных популяций *A. maximowiczii* и *A. middendorffii*. Последовательность цифр и сокращения как в Табл. 1.

Table 2. Comparison of the tooth measurements of *Alexandromys* cf. *maximowiczii* from Medvezhyi Clyk Cave (late Pleistocene–Holocene deposits) and recent populations *A. maximowiczii* and *A. middendorffii*. The number sequence and abbreviations as in Tabl. 1.

Layer/Locality	FW	LAC	LA	LGL	WA	WAC
b	0.13±0.002/0.005/ 0.12–014 (5)	0.80±0.02/0.05/ 0.76–0.88 (5)	1.39±0.02/0.05/ 1.31–1.44 (5)	0.59±0.01/0.02/ 0.57–0.62 (5)	0.82±0.01/0.02/ 0.79–0.84 (5)	1.04±0.02/0.04/ 1.00–1.08 (5)
d	0.10±0.007/0.01/ 0.08–0.11 (4)	0.79±0.01/0.03/ 0.75–0.83 (4)	1.35±0.01/0.03/ 1.29–1.39 (4)	0.54±0.02/0.04/ 0.50–0.59 (4)	0.81±0.01/0.02/ 0.76–0.83 (4)	0.98±0.02/0.05/ 0.89–1.02 (4)
e	0.10±0.007/0.02/ 0.07–0.13 (9)	0.83±0.01/0.05/ 0.74–0.89 (9)	1.43±0.03/0.09/ 1.30–1.63 (9)	0.55±0.01/0.05/ 0.46–0.62 (9)	0.83±0.01/0.04/ 0.78–0.89 (9)	1.02±0.01/0.04/ 0.96–1.12 (9)
f	0.10±0.003/0.02/ 0.05–0.18 (71)	0.80±0.008/0.06/ 0.64–0.95 (71)	1.38±0.01/0.10/ 1.11–1.64 (71)	0.55±0.006/0.05/ 0.45–0.71 (71)	0.81±0.008/0.06/ 0.64–0.96 (71)	1.01±0.006/0.05/ 0.90–1.18 (71)
g	0.09; 0.12 (2)	0.65; 0.70 (2)	1.12; 1.25 (2)	0.50; 0.44 (2)	0.73; 0.80 (2)	0.97; 1.00 (2)
h	0.08; 0.11 (2)	0.79; 0.75 (2)	1.39; 1.41 (2)	0.53 (2)	0.85; 0.78 (2)	1.09; 1.05 (2)
i	0.10+0.002/0.01/ 0.07–0.14 (40)	0.77+0.01/0.07/ 0.62–0.89 (40)	1.36+0.01/0.08/ 1.13–1.52 (40)	0.56+0.008/0.05/ 0.44–0.68 (40)	0.79+0.008/0.05/ 0.68–0.90 (40)	1.00+0.009/0.05/ 0.87–1.11 (40)
j	0.10±0.004/0.02/ 0.05–0.16 (30)	0.81±0.01/0.07/ 0.67–0.93 (30)	1.39±0.01/0.09/ 1.20–1.53 (30)	0.58±0.01/0.06/ 0.45–0.80 (30)	0.82±0.01/0.06/ 0.67–0.93 (30)	1.02±0.009/0.05/ 0.93–1.12 (30)
k	0.10±0.01/ 0.08–0.14 (3)	0.86±0.03/ 0.80–0.91 (3)	1.42±0.06/ 1.29–1.51 (3)	0.58±0.08/ 0.41–0.71 (3)	0.84±0.01/ 0.81–0.86 (3)	1.02±0.02/ 0.98–1.05 (3)
[m1] Ivan	0.11±0.005/0.01/ 0.09–0.12 (6)	0.83±0.03/0.08/ 0.74–0.97 (6)	1.41±0.05/0.14/ 1.28–1.66 (6)	0.61±0.03/0.09/ 0.50–0.75 (6)	0.83±0.02/0.07/ 0.76–0.92 (6)	1.02/0.02/0.06/ 0.93–1.10 (6)
[m2] Never	0.10±0.004/0.01/ 0.08–0.12 (9)	0.84±0.01/0.03/ 0.79–0.88 (9)	1.42±0.02/0.08/ 1.34–1.61 (9)	0.57±0.02/0.07/ 0.49–0.71 (9)	0.77±0.02/0.06/ 0.70–0.88 (9)	1.00±0.03/0.09/ 0.90–1.16 (9)
[m3] Zeia	0.09±0.003/0.01/ 0.05–0.13 (30)	0.83±0.01/0.07/ 0.73–1.03 (30)	1.43±0.01/0.09/ 1.23–1.68 (30)	0.62±0.01/0.06/ 0.51–0.78 (30)	0.83±0.01/0.05/ 0.74–0.96 (30)	1.02±0.01/0.05/ 0.92–1.14 (30)
[d1] Omoloy	0.09±0.007/0.02/ 0.07–0.12 (8)	0.90±0.03/0.09/ 0.74–1.02 (8)	1.56±0.04/0.12/ 1.36–1.75 (8)	0.63±0.02/0.07/ 0.53–0.72 (8)	0.83±0.02/0.05/ 0.74–0.92 (8)	1.04±0.02/0.06/ 0.96–1.15 (8)
[d2] Keta	0.12±0.003/0.10/ 0.11–0.14 (7)	0.92±0.03/0.08/ 0.82–1.07 (7)	1.56±0.03/0.09/ 1.48–1.72 (7)	0.63±0.02/0.05/ 0.55–0.74 (7)	0.85±0.02/0.06/ 0.75–0.93 (7)	1.03±0.01/0.04/ 0.98–1.11 (7)
[d3] Tiksi	0.09±0.005/0.01/ 0.07–0.12 (10)	0.79±0.006/0.02/ 0.78–0.84 (10)	1.36±0.01/0.04/ 1.30–1.43 (10)	0.52±0.01/0.03/ 0.44–0.56 (10)	0.78±0.01/0.04/ 0.73–0.84 (10)	0.94±0.01/0.04/ 0.87–0.99 (10)

Таблица 2. *Продолжение.*
Table 2. *Continued.*

Layer/Locality	FW	LAC	LA	LGL	WA	WAC
[h1] Betenkes	0.10±0.007/0.03/ 0.06–0.20 (19)	0.86±0.01/0.04/ 0.75–0.93 (19)	1.46±0.02/0.09/ 1.26–1.65 (10)	0.65±0.01/0.07/ 0.47–0.74 (19)	0.85±0.01/0.05/ 0.75–0.96 (19)	1.01±0.01/0.04/ 0.93–1.08 (19)
[cytB] Amalat	0.18±0.02/0.09/ 0.05–0.35 (12)	0.78±0.01/0.06/ 0.69–0.89 (12)	1.34±0.02/0.07/ 1.20–1.50 (12)	0.51±0.02/0.07/ 0.42–0.67 (12)	0.80±0.01/0.05/ 0.72–0.89 (12)	1.02±0.01/0.05/ 0.93–1.10 (12)
[cytB] Botogol	0.13 (1)	0.74 (1)	1.19 (1)	0.52 (1)	0.73 (1)	0.94 (1)

Примечание: [m1] Ivan оз.Иван, Забайкальский кр., Россия; [m2] Never станция Большой Невер, Амурская обл., Россия; [m3] Zeia Зейский заповедник, Амурская обл., Россия; [d1] Omoloy р. Омолой, республика Якутия, Россия; [d2] Keta оз. Кета, п-ов Таймыр, Красноярский кр., Россия; [d3] Tiksi виварная колония из г. Тикси, республика Якутия, Россия; [h1] Betenkes п. Бетенкес, республика Якутия, Россия; [cytB] Amalat ваучерные экземпляры (ген cytB), п. Малый Амалат, республика Бурятия, Россия; [cytB] Botogol ваучерный экземпляр ZIN 100581 (ген cytB), п. Ботогол, республика Бурятия, Россия; d *A.m. middendorffii*; h *A.m. hyperboreus*.
Note: [m1] Ivan Ivan Lake, Zabaikalskiy Kray, Russia; [m2] Never Bolshoi Never Railway Station, Amurskaya Oblast', Russia; [m3] Zeia Zeiskiy Nature Reserve, Amurskaya Oblast', Russia; [d1] Omoloy Omoloy River, Yakutia Republic, Russia; [d2] Keta Keta Lake, Taimyr Peninsula, Krasnoyarskiy Kray, Russia; [d3] Tiksi artificial sample from Tiksi, Yakutia Republic, Russia; [h1] Betenkes Betenkes Village, Yakutia Republic, Russia; [cytB] Amalat voucher specimens (cytB marker), Malyi Amalat Vill., Buryatia Republic, Russia; [cytB] Botogol voucher specimen ZIN 100581 (cytB marker), Botogol Vill., Buryatia Republic, Russia; d *A.m. middendorffii*; h *A.m. hyperboreus*.

компоненты; консенсус *A. oeconomus* занимает противоположное положение в отрицательной области первой главной компоненты; консенсус *A. mongolicus* лежит в средней части первой компоненты и чуть смещен вдоль второй компоненты. Полигон выборки ваучерных экземпляров *A. maximowiczii* (без обозначенного консенсуса) занимает промежуточное положение между *A. maximowiczii* и *A. oeconomus*, поскольку ее экземпляры имеют выраженное «экономусное слияние» (Рис. 4: mx2). Введенные в анализ ваучерные экземпляры *A. middendorffii* (Рис. 6: md2) и *A. mongolicus* (Рис. 6: mg2) заняли положение в соответствии с собственной формой антероконида: первый экземпляр – в пределах полигона *A. middendorffii*, второй – за пределами полигона *A. mongolicus*, т.к. имеет форму зуба, характерную для *A. maximowiczii* (Приложение 4: Рис. Прил. 4–3).

Программа tpsRelw, использованная нами для проведения прокрустова анализа позволяет также в реальном времени просматривать тенденции изменения формы объектов вдоль той или иной из главных компонент. На Рис. 6 представлены варианты варьирования формы зуба вдоль первой и второй компонент в виде «трансформационных решеток». Видно, что форма зубов (особенно в отрицательных областях обоих компонент) представлена «вырожденными» вариантами, т.е. в природе подобной формы зуба не существует/не отмечено. Однако нужно помнить, что каждая компонента отвечает за определенное направление изменения формы, поэтому здесь следует рассматривать общую тенденцию изменения той или иной части контура. В частности, первая компонента описывает выраженность «экономусного слияния», тогда отсутствие слияния характеризует положительную часть компоненты, а выраженное слияние – отрицательную область. Вдоль второй компоненты проявляется тенденция усложнения лингвальной стороны головки антероконида (положительная область) или буккальной (отрицательная область) стороны.

Смешанность полигонов выборок не позволяет оценить видоспецифические особенности формы большинства анализируемых видов, которые могут проявиться вдоль той или иной из компонент. Для проведения такой оценки мы предложили граф, на котором отложили

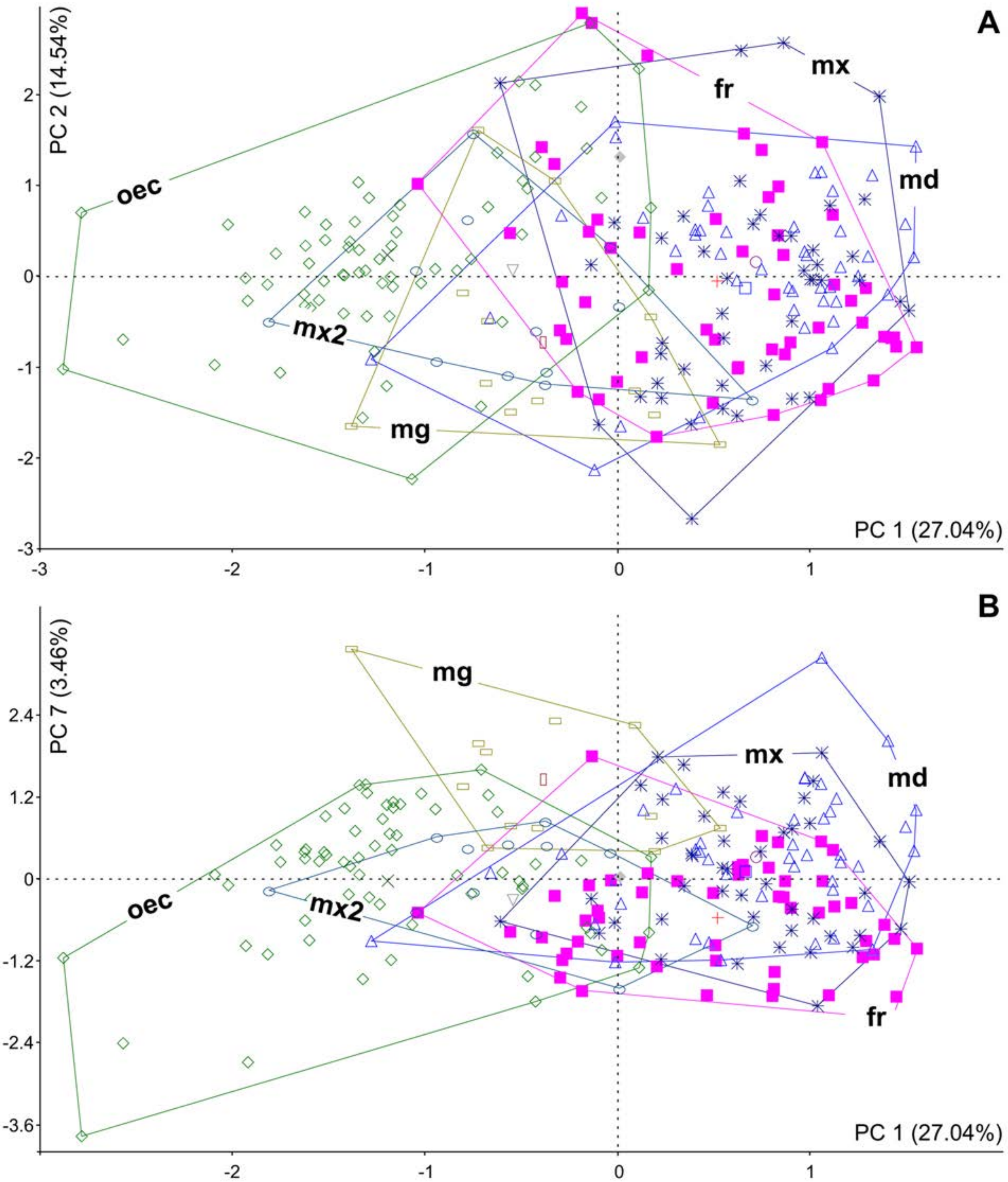


Рис. 5. Результаты анализа главных компонент (A – оси PC 1 и PC 2; B – оси PC 1 и PC 7) на основе 100 SSL для 6 рецентных выборок *Alexandromys*. Обозначения см. на Рис. 4.

Fig. 5. PCA result plots (A – PC 1 vs PC 2; B – PC 1 vs PC 7) for six *Alexandromys* species based on 100 SSL. Abbreviations also see in Fig. 4.

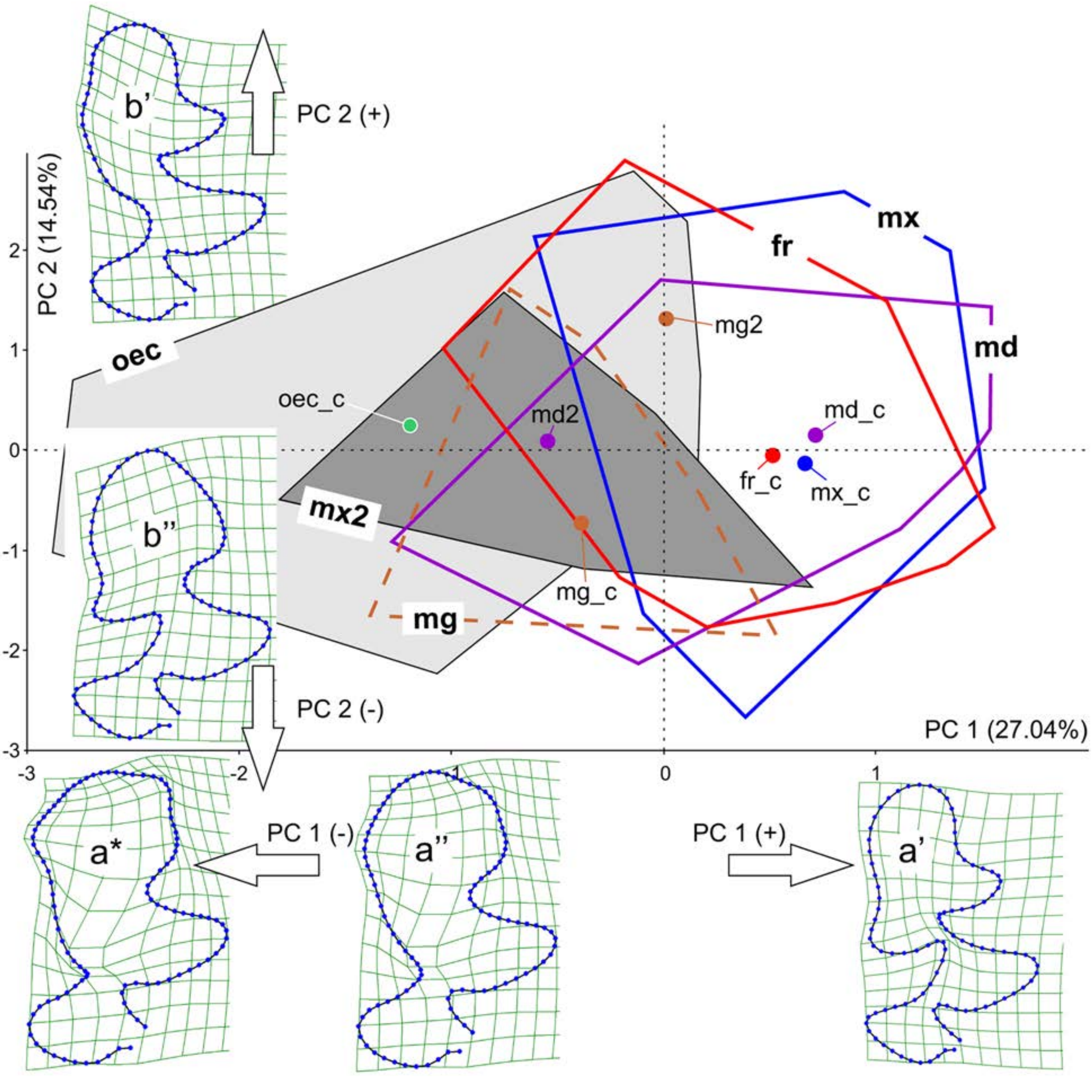


Рис. 6. Результаты анализа главных компонент на основе 100 SSL для 6 рецентных выборок *Alexandromys* с трансформационными решетками изменений формы антероконида m1 вдоль 1 и 2 главных компонент. Обозначения: a', a'', a* – изменение формы вдоль PC 1; b', b'' – изменение формы вдоль PC 2; fr_c – консенсусная конфигурация *A. fortis*; md2 – ваучерный экземпляр ZIN 100581 *A. middendorffii*; md_c – консенсусная конфигурация *A. middendorffii*; mg2 – ваучерный экземпляр ZIN 104310 *A. mongolicus*; mg_2 – консенсусная конфигурация *A. mongolicus*; mx_c – консенсусная конфигурация *A. maximowiczii*; oec_c – консенсусная конфигурация *A. oeconomus* (также см. Рис. 4).

Fig. 6. PCA result plot for six *Alexandromys* species based on 100 SSL used transformation grids of anteroconid m1 shape deformation along PC 1 and PC 2. Abbreviations: a', a'', a* – deformation along PC 1; b', b'' – deformation along PC 2; fr_c – consensus configuration of *A. fortis* position; md2 – voucher specimen ZIN 100581 *A. middendorffii* position; md_c – consensus configuration of *A. middendorffii* position; mg2 – voucher specimen ZIN 104310 *A. mongolicus* position; mg_2 – consensus configuration of *A. mongolicus* position; mx_c – consensus configuration of *A. maximowiczii* position; oec_c – consensus configuration of *A. oeconomus* position. Abbreviations also see in Fig. 4.

Таблица 3. Сравнение размеров зубов *Alexandromys* cf. *oeconomus* из пещеры Медвежий Клык (позднеплейстоценовые–голоценовые отложения) и современных популяций *A. oeconomus*. Последовательность цифр и сокращения как в Табл. 1.

Table 3. Comparison of the tooth measurements of *Alexandromys* cf. *oeconomus* from Medvezhyi Clyk Cave (late Pleistocene–Holocene deposits) and recent populations *A. oeconomus*. The number sequence and abbreviations as in Tabl. 1.

Layer/Locality	FW	LAC	LA	LGL	WA	WAC
e	0.16 (1)	0.79 (1)	1.38 (1)	0.47 (1)	0.66 (1)	1.01 (1)
f	0.21±0.02/ 0.17–0.24 (3)	0.89±0.03/ 0.84–0.96 (3)	1.40±0.03/ 1.35–1.47 (3)	0.51±0.02/ 0.47–0.57 (3)	0.97±0.01/ 0.93–0.99 (3)	0.70±0.003/ 0.70–0.71 (3)
i	0.24 (1)	0.92 (1)	1.40 (1)	0.48 (1)	0.73 (1)	
j	0.25 (1)	0.76 (1)	1.24 (1)	0.48 (1)	0.63 (1)	
[o1] Tukuringra	0.27±0.02/0.06/ 0.20–0.36 (5)	0.76±0.02/0.05/ 0.67–0.81 (5)	1.32±0.03/0.07/ 1.23–1.43 (5)	0.58±0.04/0.10/ 0.47–0.72 (5)	0.69±0.03/0.07/ 0.61–0.79 (5)	1.07±0.02/0.05/ 1.02–1.16 (5)
[o2] Belbei	0.28±0.02/0.07/ 0.17–0.40 (7)	0.82±0.02/0.06/ 0.75–0.92 (7)	1.31±0.04/0.12/ 1.16–1.54 (7)	0.56±0.03/0.10/ 1.16–1.54 (7)	0.79±0.02/0.07/ 0.66–0.74 (7)	1.08±0.01/0.05/ 1.03–1.15 (7)
[o3] Matua	0.28±0.007/0.03/ 0.21–0.35 (18)	0.85±0.02/0.09/ 0.71–1.03 (18)	1.41±0.03/0.14/ 1.20–1.66 (18)	0.61±0.02/0.08/ 0.46–0.77 (18)	0.77±0.01/0.04/ 0.69–0.86 (18)	1.08±0.01/0.06/ 0.95–1.18 (18)
[o4] Ossora	0.22±0.01/0.06/ 0.13–0.38 (16)	0.74±0.02/0.08/ 0.62–0.95 (16)	1.27±0.02/0.09/ 1.15–1.53 (16)	0.54±0.01/0.05/ 0.44–0.69 (16)	0.75±0.01/0.05/ 0.67–0.90 (16)	1.04±0.01/0.05/ 0.94–1.18 (16)
[o5] Shumshu	0.28±0.009/0.04/ 0.22–0.37 (20)	0.92±0.03/0.14/ 0.70–1.24 (20)	1.45±0.04/0.19/ 1.22–1.86 (20)	0.60±0.02/0.09/ 0.46–0.82 (20)	0.77±0.01/0.05/ 0.68–0.85 (20)	1.07±0.01/0.07/ 0.95–1.21 (20)

Примечание: [o1] Tukuringra хр. Тукурингра, к С. от ст. Большой Невер, Амурская обл., Россия; [o2] Belbei п. Белбей, республика Тува, Россия; [o3] Matua о. Матуа, Курильская гряда, Сахалинская обл., Россия; [o4] Ossora о. Оссора, Курильская гряда, Сахалинская обл., Россия; [o5] Shumshu о. Шумшу, Курильская гряда, Сахалинская обл., Россия.

Note: [o1] Tukuringra Tukuringra Ridge, northward from Bolshoi Never railway station, Amurskaya Oblast', Russia; [o2] Belbei Belbei Vill., Tuva Republic, Russia; [o3] Matua Matua Island, Kurile Chain, Sakhalinskaya Oblast', Russia; [o4] Ossora Ossora Vill., Kamchatskiy Kray, Russia; [o5] Shumshu Shumshu Island, Kurile Chain, Sakhalinskaya Oblast', Russia.

Таблица 4. Сравнение размеров зубов *Alexandromys* cf. *mongolicus* из пещеры Медвежий Клык (позднеплейстоценовые–голоценовые отложения) и современных популяций *A. mongolicus*. Последовательность цифр и сокращения как в Табл. 1.

Table 4. Comparison of the tooth measurements of *Alexandromys* cf. *mongolicus* from Medvezhyi Clyk Cave (late Pleistocene–Holocene deposits) and recent populations *A. mongolicus*. The number sequence and abbreviations as in Tabl. 1.

Layer/Locality	FW	LAC	LA	LGL	WA	WAC
f	0.17±0.02/ 0.14–0.23 (3)	0.74±0.02/ 0.72–0.79 (3)	1.15±0.01/ 1.13–1.17 (3)	0.46±0.02/ 0.43–0.52 (3)	0.62±0.01/ 0.59–0.64 (3)	0.85±0.02/ 0.82–0.90 (3)
[g1] Soktuy-Milozan	0.15±0.01/0.06/ 0.06–0.24 (12)	0.69±0.02/0.07/ 0.53–0.79 (12)	1.12±0.02/0.08/ 0.96–1.26 (12)	0.42±0.007/0.02/ 0.38–0.46 (12)	0.65±0.01/0.03/ 0.58–0.70 (12)	0.86±0.009/0.03/ 0.80–0.90 (12)
[cytB] Bagdarin	0.08 (1)	0.74 (1)	1.34 (1)	0.55 (1)	0.82 (1)	1.05 (1)

Примечание: [g1] Soktuy-Milozan виварная колония из п. Соктуй-Милозан, Забайкальский кр., Россия; [cytB] Bagdarin ваучерный экземпляр ZIN 104310 (ген cytB), п. Багдарин, республика Бурятия, Россия.

Note: [g1] Soktuy-Milozan artificial sample from Soktuy-Milozan Village, Zabaikalskiy Kray, Russia; [cytB] Bagdarin voucher specimen ZIN 104310 (cytB marker), Bagdarin Vill., Buryatia Republic, Russia.

координаты консенсусов («values», см. Рис. 7) каждого вида вдоль первых десяти главных компонент, которые в целом описывают 87.8% дисперсии (PC 1 = 27.04%; PC 10 = 1.98%). На Рис. 7 видно, что, например, видоспецифической особенностью *A. middendorffii* является удлиненная головка антероконида при упрощенной лингвальной ее части (см. PC 3). Это отчасти просматривается и на консенсусных изображениях, если сравнить *A. middendorffii* и *A. maximowiczii* (Рис. 4). Указанная для Рис. 5 (B) обособленность формы зуба *A. mongolicus* вдоль компоненты 7 связана с выраженностью входящего лингвального угла между LSA4 и LSA5 (Рис. 7: PC 7; обозначения см. на Рис. 1D). Также, для этого вида характерно некоторое обособление вдоль компоненты 4, связанное с формой LSA5 буккальной стороны головки (Рис. 7: PC 4).

Форма жевательной поверхности m1 из пещеры Медвежий Клык

Второй этап анализа главных компонент, согласно общей схеме (Рис. 2: D2, E2), включал рецентные выборки (+ ваучерные экземпляры) и общую выборку ископаемых зубов. Положение и форма полигонов рецентных выборок изменились незначительно, так же, как и положение консенсусных конфигураций внутри каждого вида (Рис. 8). При этом полигон ископаемой выборки перекрыл большую часть области изменчивости рецентных видов, что хорошо видно в плоскости первой (22% общей дисперсии) и второй (16.3% дисперсии) компонент (Рис. 8: kl). Такое положение формально свидетельствует о том, что ископаемая выборка включает зубы, по форме соответствующие представленным в анализе рецентным видам. Однако, коль скоро мы не смогли определить выраженную видоспецифичность формы зубов рецентных видов, кроме таковой для большей части выборки *A. oeconomus* и консенсусов других видов (т.е. в смысле пространства главных компонент – «точечные» данные), то большая часть ископаемой выборки не может быть определена до вида по координатам экземпляров в пределах той или иной плоскости главных компонент. Та часть этой выборки, которая попадает в пределы полигона *A. oeconomus*, имеет рисунок

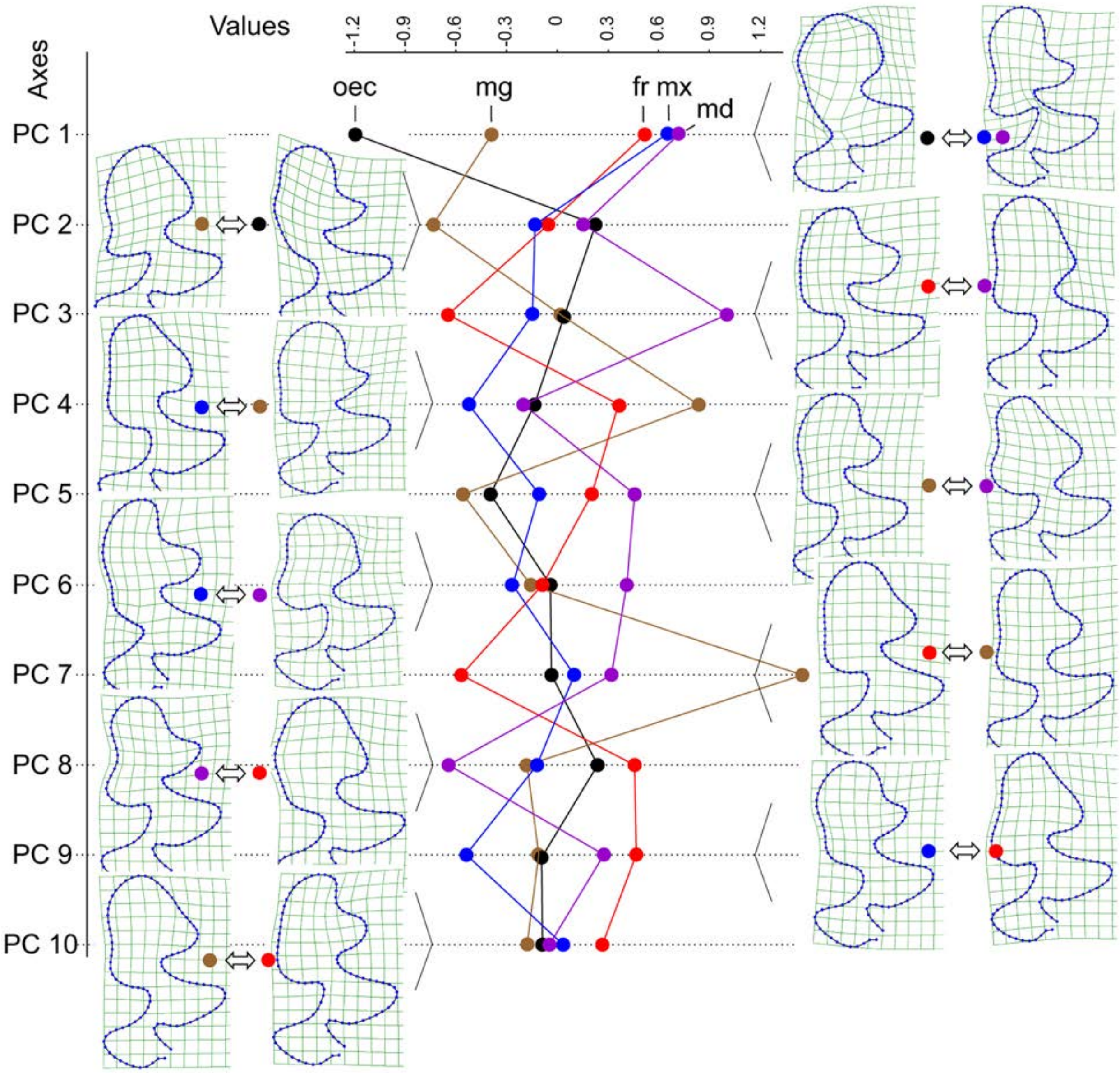


Рис. 7. Положения консенсусных конфигураций (координаты – Values) на 10 главных компонентах (Axes) с изображением трансформационных решеток крайних позиций. Обозначения см. на Рис. 4.

Fig. 7. Consensus configuration positions (Values – coordinates) along ten PCs with transformation grids of the limits. Abbreviations also see in Fig. 4.

жевательной поверхности, который не типичен для полевки-экономки, обитающей в природе в настоящее время. Здесь возникает вопрос, имеем ли мы дело с «архаичными» или «уклоняющимися» морфотипами *A. oeconomus* (Малеева [Maleeva] 1976; Большаков и др. [Bolshakov et al.] 1980), которые не встречаются в современных выборках этого вида, или имеем дело с «новой формой» полевок? Относительно других форм следует сказать, что в условиях исключения размерной компоненты изменчивости m1 в ходе прокрустова анализа часть ископаемых зубов, которые по размеру и форме головки соответствуют *A. fortis*, на Рис. 8

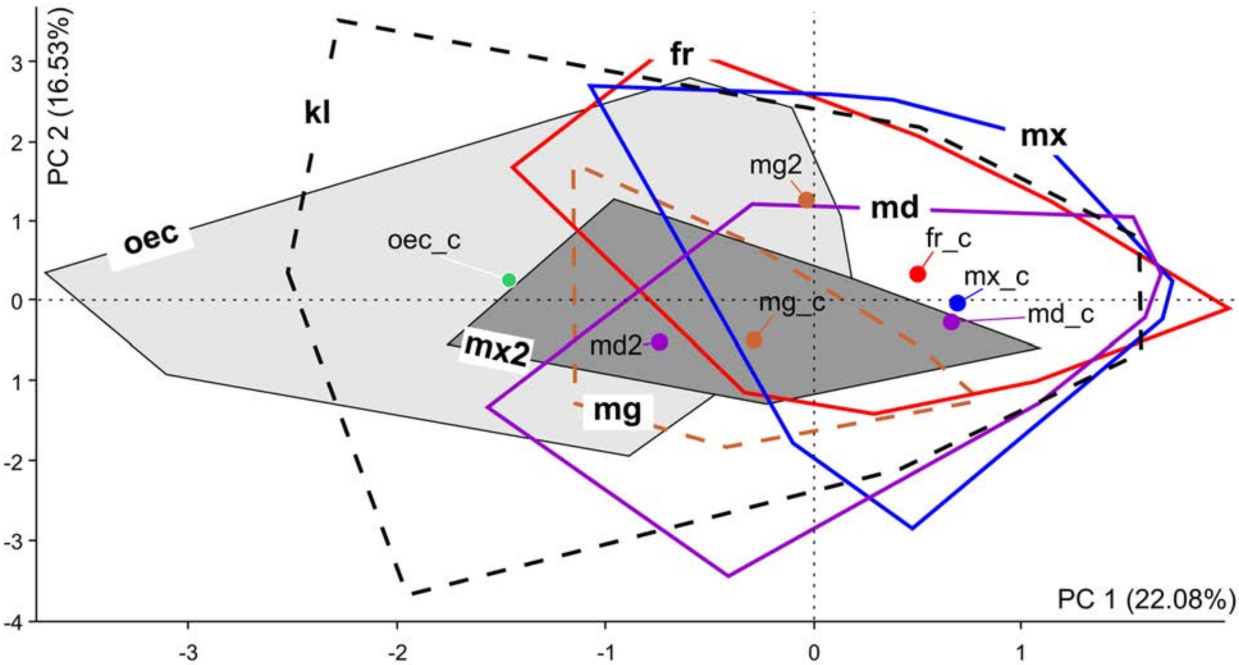


Рис. 8. Результаты PCA на основе 100 SSL для 6 рецентных выборок *Alexandromys* и ископаемой выборки из пещеры Медвежий Клык (kl). Обозначения см. на Рис. 4 и 6.

Fig. 8. PCA result plot for six *Alexandromys* species and fossil sample from Medvezhyi Clyk Cave (kl) based on 100 SSL. Abbreviations also see in Figs 4 and 6.

попадают в область перекрывания *A. fortis* и *A. maximowiczii.*

Сопоставление результатов первого и второго анализов (PCA 1 и PCA 2) в соответствии с пунктом «F» Рис. 2 показывают, что неопределенность (uncertainty) возросла при включении в анализ ископаемой выборки, о чем свидетельствует снижение процента объясненной дисперсии, приходящегося на PC 1 и 2.

Многомерный анализ линейных промеров m1

Отдельный этап анализа главных компонент на основе линейных промеров рецентных и ископаемых зубов показал более удовлетворительные результаты (Рис. 9), чем ранее по данным SSL. Было показано обособление *A. oeconomus* вдоль первой компоненты, как и по SSL (см. Рис. 5A). Направление изменчивости вдоль этой компоненты связано с промером FW (r = 0.992), и описывает 63.5% общей дисперсии. Вдоль второй компоненты (31% дисперсии) удовлетворительно обособились *A. fortis* в положительной области компоненты и *A. mongolicus* – в ее отрицательной области. Здесь изменчивость в основном связана с промерами LGL (r = 0.600) и WA (r = 0.421). Как и в предыдущих результатах, сохранилось широкое перекрывание полигонов *A. middendorffii* и *A. maximowiczii*, однако, сопоставление предварительно определенных ископаемых экземпляров *A. fortis* с результатами PCA показало, что они на 48% совпадают с полигоном современных *A. fortis.* Отсюда с использованием линейных промеров и PCA возможно однозначно определить 14.8% выборки ископаемых зубов как принадлежащие *A. fortis.* При этом такое определение не противоречит представлению о современной изменчивости морфотипов m1 *A. fortis*, однако, обращает на себя внимание тот факт, что область распределения значений ископаемых зубов в плоскости главных компонент заметно шире, чем область, занимаемая современными видами.

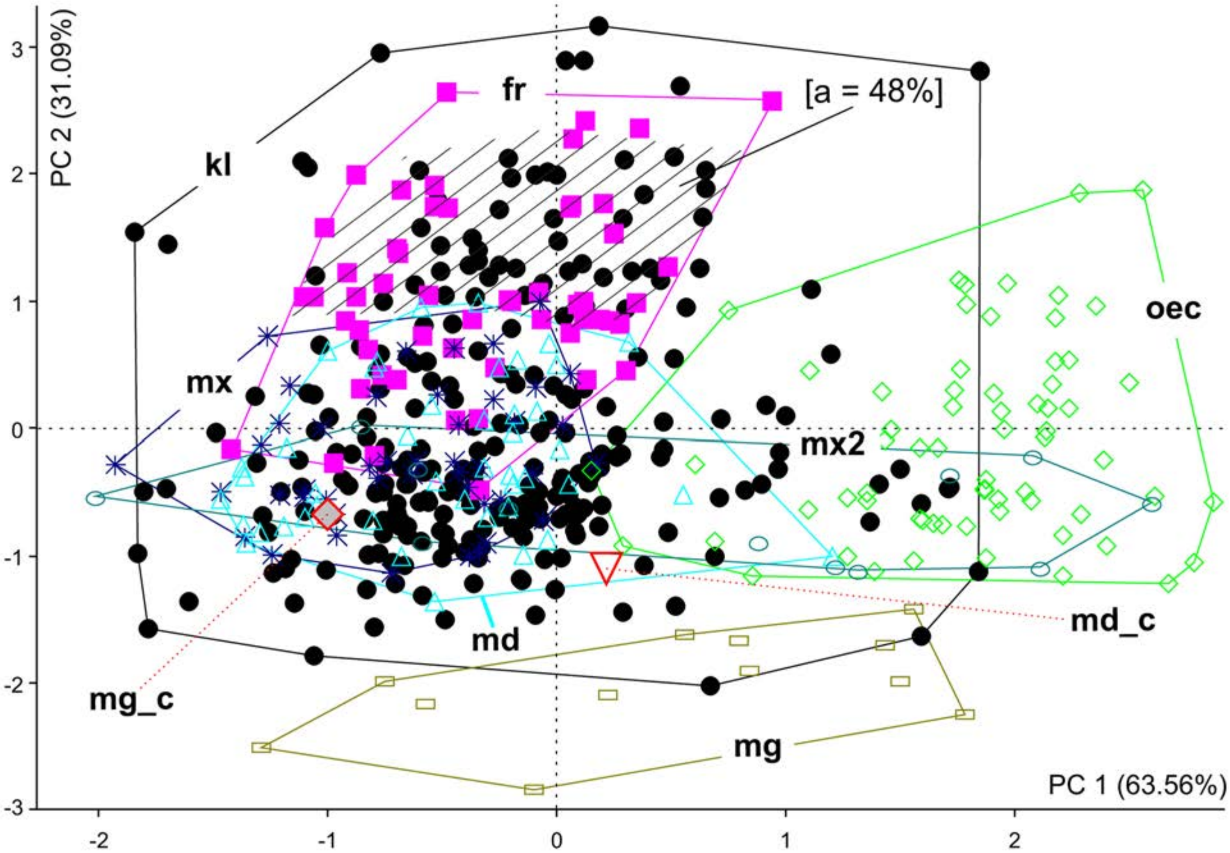


Рис. 9. Результаты PCA на основе 6 линейных промеров антероконида m1 для 6 рецентных выборок *Alexandromys* и ископаемой выборки из пещеры Медвежий Клык (kl). Обозначения см. на Рис. 4 и 6.

Fig. 9. PCA result plot for six *Alexandromys* species and fossil sample from Medvezhyi Clyk Cave (kl) based on the six linear measurements of m1 anteroconid. Abbreviations also see in Figs 4 and 6.

ОБСУЖДЕНИЕ

В 2013 г. наша группа опубликовала исследование, где было показано, что геометрическая морфометрия может быть использована для видовой диагностики дальневосточных полевок (Voyta et al. 2013). Используя 19 меток, нами была описана форма жевательной поверхности m1, при этом на головку антероконида пришлись только 6 меток: внутри буккального и лингвального входящих углов основания головки (см. Voyta et al. 2013: fig. 1: LMs 4, 18), на наиболее выступающих точках углов BSA4 и LSA5 (там же: LMs 3, 19), внутри лингвального впячивания головки (там же: LM 2) и на наиболее выступающей по оси точке переднего края зуба (там же: LM 1). При такой схеме нам пришлось решать проблемы позиционирования меток при «неразвитости» некоторых структур головки антероконида (например, при отсутствии выраженного угла BSA4 на m1 *A. oeconomus*). При условии сходства формы головки антероконида по консенсусным изображениям между *A. maximowiczii* и *A. middendorffii* в 2013 г. была показана точность дискриминантного анализа для этих видов на уровне 87.3–96.5% (Voyta et al. 2013: tabl. 3). В связи с использованием 100 SSL, которые максимально точно описывают форму головки антероконида, будет ли выше точность парного дискриминантного анализа тех же рецентных выборок *A. maximowiczii* и *A. middendorffii*?

Для ответа на этот вопрос мы использовали парный дискриминантный анализ с переста-

новочным тестом (10000 шагов, как и в 2013 г.) для некоторых выборок, которые были включены в анализ 2013 г. Результаты дискриминантного анализа показали, что точность классификации для пары видов *A. maximowiczii*/*A. middendorffii* по 100 SSL значительно снизилась и колеблется от 72.0% до 73.3% (Табл. 5); т.е. величина ошибочной классификации по форме головки антероконида возросла против таковой по форме всей жевательной поверхности m1 с миниму\мом меток на головке антероконида в анализе 2013 г. Подобный результат, когда несколько видов показали перекрывание по форме антероконида m1, получен и в настоящей работе при использовании PCA, где заметные различия по форме антероконида были выявлены только для *A. oeconomus* против других проанализированных видов (Рис. 5A, 6). Анализ различий между консенсусными конфигурациями в пределах пространств первых 10 главных компонент позволил выявить видоспецифичные черты исследованных видов (Рис. 7), однако эти данные нельзя использовать для практических целей видового определения ни с точки зрения классификации в пределах «морфометрического пространства», ни с точки зрения «экспертной оценки», когда специалист использовал бы, например, обнаруженное удлинение головки антероконида у *A. middendorffii* по сравнению с более укороченной головкой у *A. maximowiczii*.

На практике данные по консенсусным конфигурациям (центроидам выборок) не применимы, поскольку изменчивость каждого вида перекрывает их средние значения. Это касается и линейных промеров (например, LA для *A. maximowiczii* и *A. middendorffii*), и формализованной формы головки антероконида (по SSL), и сравнительного анализа морфотипов (традиционный сравнительный анализ морфотипов). Таким образом, сравнение результатов анализа 2013 г. и результатов настоящего исследования показывают, что более формализованное описание формы зуба (вернее, его наиболее вариабильной части – антероконида) ухудшило результаты дискриминации, хотя ранее нам представлялось, что повышение формализации наших субъективных «знаний» о морфотипах m1, характерных для каждого отдельного вида, позволит упростить процесс видового определения материала.

На практике же выяснилось следующее: а) форма антероконида варьирует в широких пределах, формируя для всех изученных видов полевок единое «облако» возможных вариантов; б) представления об «основных», «резервных» и «архаичных» морфотипах, сформулированные

Таблица 5. Классификационная таблица дискриминантного анализа (с использованием перестановочного теста, 10000 шагов) по форме m1 для трех видов дальневосточных полевок на основе 19 меток (по данным Voyta et al. 2013: tabl. 3) и 100 SSL

Table 5. Classification matrix of discriminant analysis (under using of cross-validation test with 10000 permutations) for m1 shape of three Far-Eastern grey voles based on the 19 landmarks (by Voyta et al. 2013: tabl. 3) vs 100 SSL

	A. fortis	*A. maximowiczii*	*A. middendorffii*
	данные 2013 г./data by 2013 (19 LMs)		
A. fortis	–	94.5%	94.5%
A. maximowiczii	85.5%	–	87.3%
*A. middendorffii**	93.1%	96.5%	–
	оригинальные данные/original data (100 SSL)		
A. fortis		90.7%	100.0%
A. maximowiczii	80.0%		73.3%
*A. middendorffii**	92.0%	72.0%	

Примечание: * использованы данные по выборкам группы «mdA» (= d1+d2+h1) из Voyta et al. (2013: tabl. 3). Сокращения выборок см. в Табл. 2.

Note: * calculated for "mdA" group (= d1+d2+h1) by Voyta et al. (2013: tabl. 3). Abbreviations see in Tabl. 2.

А.Г. Малеевой (Малеева [Maleeva] 1976; Большаков и др. [Bolshakov et al.] 1980), позволяют понять, что при анализе ископаемых выборок проявляется эффект неопределенности, при котором есть высокая вероятность обнаружить «архаичные» морфотипы определенного вида, которые не встречены в рецентных выборках. К подобным вывода пришла McGuire (2011), анализируя пять видов полевок Нового Света (*Mynomes californicus* (Peale, 1848), *M. montanus* (Peale, 1848), *M. longicaudatus* (Merriam, 1888), *M. oregoni* (Bachman, 1839), *M. townsendii* (Bachman, 1839). С другой стороны, более подробное рассматривая техническую сторону процесса описания формы зуба, т.е. где и какие метки (полуметки) были позиционированы, можно с осторожностью предположить, что лучшая дискриминация достигается при использовании в анализе «не варьирующей» части зуба. McGuire (2011) в своей работе приходит к сходным выводам. Используя наборы данных по основной части зуба (без меток на головке антероконида) и комбинированный набор из меток и полуметок (с таким же, как и у нас описанием головки антероконида SSL), автор пишет: «<...> при использовании полуметок для описания этого региона [ЛВ: головки антероконида] дискриминантный анализ улучшается ненамного. Последнее, скорее всего, связано с тем, что эта часть слишком изменчива, чтобы она могла надежно дифференцировать виды. Таким образом, нет никаких оснований для использования полуметок для m1; это может только ослабить [ЛВ: дискриминантный] анализ путем использования неинформативной изменчивости.» (McGuire 2011: 1389).

Другая часть анализа связана с PCA по 6 линейным промерам (Рис. 9). Результаты показали видоспецифичность не только *A. oeconomus*, но также *A. fortis* и *A. mongolicus*. При использовании 6 линейных промеров, именно из-за различий по среднему размеру удалось выявить отличие крупного вида *A. fortis* и мелкого *A. mongolicus* от среднеразмерной группы – *A. oeconomus, A. maximowiczii* и *A. middendorffii*. Однако с точки зрения практического применения использование многомерной статистики на основе линейных промеров также не решает проблемы определения видов в ископаемых выборках. В частности, для *A. fortis* точность такой классификации составила 48% ископаемой выборки этого вида. С другой стороны, наличие ваучерных экземпляров, что наиболее показательно для *A. maximowiczii*, где выборка представлена 12 экз. (Приложение 2), среди которых представлены «экономусные» варианты m1, выявило «не характерное» перекрывание видов по форме m1. Так, до проведения молекулярной датировки по cytB большая часть экземпляров *A. maximowiczii* выборки из окрестностей п. Малый Амалат по m1 были определены нами как *A. oeconomus*. По форме антероконида (Рис. 5, 6) и по линейным промерам (Рис. 9) эти экземпляры разместились в области варьирования именно *A. oeconomus*. Таким образом, в подобных случаях видовая диагностика только по форме m1 в ископаемом или рецентном материале без использования молекулярного анализа не применима.

Проблема видовых признаков m1 встала достаточно остро в последнее десятилетие, когда материал по *Alexandromys* из разных частей Восточной Сибири и Дальнего Востока подвергся кариологическому и молекулярному анализу. Выяснилось, что граница *A. middendorffii* проходит значительно южнее, чем это предполагалось ранее (Shenbrot and Krasnov 2005), а именно – в районе п. Нелькан (Хабаровский кр.; N57°, E136°) (Шереметьева и др. [Sheremetyeva et al.] 2010). Позднее С.Ю. Бодров и Т.А. Петрова отловили этот вид на юго-западе Бурятии еще дальше к югу – в окрестностях п. Ботогол (Окинский р-н; N52°, E100°) (Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2018; Lissovsky et al. 2018). До этих находок никому не приходило в голову рассматривать сходство одонтологических признаков *A. middendorffii* и *A. maximowiczii*; теперь же встал вопрос о возможности сближения современных ареалов этих видов в Восточной Сибири (Забайкальский край и Амурская обл.) и о вероятном широком колебании их границ в течение позднего плейстоцена. Это значит, что есть вероятность нахождения обоих видов в позднеплейстоценовых местонахождениях Восточной Сибири и Дальнего Востока, но без возможности их идентификации по m1.

Кроме того, представление о строгой ассоциации *A. oeconomus* и маркирующего признака «экономусное слияние» m1 было пересмотрено

после ряда работ, где было уточнено широкое географическое распространение *A. shantaricus*, – вида, который также имеет высокий процент такого слияния m1 (Приложение 4: Рис. Прил. 4-4). На этом основании С.И. Огнев описал подвид «*Microtus oeconomus shantaricus*» (Огнев [Ognev] 1914), а в наше время Н.Е. Докучаев доказал приоритет названия *Alexandromys shantaricus* над *Alexandromys gromovi* (Dokuchaev 2014; Dokuchaev and Sheremetyeva 2017). Ранее считалось, что в области восточносибирской части ареала *A. oeconomus* любые зубы с подобным слиянием принадлежат только этому виду, поскольку о виде «*Microtus gromovi*» Vorontsov et al., 1988 ничего не было известно (ни о наличии «экономусного слияния», ни о его распространении, кроме типового местообитания), а «*Microtus limnophilus*» Büchner, 1889 с таким же слиянием m1 (Приложение 4: Рис. Прил. 4-5) обитала значительно южнее и в другом биоме, нежели полевка-экономка. Неожиданным было обнаружение «экономусного слияния» m1 у *A. maximowiczii* (Приложение 4: Рис. Прил. 4-6) из окрестностей п. Малый Амалат (Баунтовский р-н; (54°18´39.60»N, 113°25´8.40»E), выявленное у этого вида с использованием молекулярного анализа (Голенищев и др. [Golenishchev et al.] 2018). Таким образом, размах изменчивости рисунка жевательной поверхности антероконида m1 *A. maximowiczii* включает не только морфотипы *A. middendorffii,* но и *A. oeconomus*, что и отражено в результатах PCA по SSL и по линейным промерам (Рис. 5–6, 8–9).

В результате анализа формы антероконида m1 в отложениях пещеры Медвежий Клык было определено присутствие полевки *A. fortis*, однозначно определяющейся по характерной форме антероконида и крупным размерам, и три формы – *A.* cf. *maximowiczii* (вероятно *A. maximowiczii* и/или *A. middendorffii*), *A.* cf. *oeconomus* (вероятно, *A. oeconomus* + уклоняющиеся морфотипы и *A. maximowiczii*), *A.* cf. *mongolicus* (вероятно, архаичные и уклоняющиеся морфотипы *A. mongolicus*). Но возможно ли нахождение в одном месте такого количества видов? И как это соотносится с возможной сменой характера местообитаний в течение позднего плейстоцена и голоцена, когда накапливались рыхлые отложения пещеры? Для ответа на этот вопрос следует уточнить, что накопление костных остатков в пещере-колодце Медвежий Клык (и, в частности, остатков мелких грызунов) шло как за счет естественного попадания животных туда, как в ловушку, из которой они не могли выбраться, так и за счет хищных птиц, возможно, филина *Bubo bubo* (Linnaeus, 1758) в условиях лесных и экотональных условий и канюками *Buteo* Lacepede, 1799 (*Buteo* sp.) в условиях лесостепных и открытых условий обитания. Об этом свидетельствует сохранность материала, который в основном представлен изолированными зубами, либо нижними челюстями. Участие птиц дает нам представление об определенной площади (около 27 км^2 для филина; см. Kang et al. 2013) отлова полевок в палеоместообитаниях, что делает вероятным накопление в одном месте представителей видов, обитающих на охотничьей территории птицы.

Для того, чтобы представить, как перечисленные выше виды могли быть пойманы птицей, необходимо рассмотреть некоторые случаи совместного обитания видов (синтопия), либо случаев замещения одного вида другим в местообитании (замещение). По данным И.В. Картавцевой и И.Н. Шереметьевой *A. fortis* совместно обитает с *A. maximowiczii* в окрестностях г. Благовещенска (Амурская обл.) и в долине р. Бира (Еврейская автономия) (Kartavtseva et al. 2008; Шереметьева и др. [Sheremetyeva et al.] 2010), в устье р. Селенга (Бурятия) и в районе стационара Хабаровской противочумной станции (Хабаровский кр.) (личное сообщение И.В. Картавцевой). Синтопия зафиксирована М.Н. Мейер для *A. fortis* и *A. mongolicus* в окрестностях п. Соктуй-Милозан, откуда были взяты основатели для виварных колоний этих видов (Мейер и др. [Meyer et al.] 1996). По данным Ф.Н. Голенищева в районе кордона «Енда» Сохондинского биосферного заповедника (Кыринский р-н, Забайкальский кр.) в начале 80-х годов обитали *A. fortis* (Голенищев [Golenishchev] 1982). Экспедиция И.В. Картавцевой в 2005 г. обнаружила на этом месте *A. maximowiczii* (Kartavtseva et al. 2008). Кроме того, экспедиция Ю.Г. Швецова (? 80-е годы) на голец Балбашный на территории Сохондинского заповедника (Читинская обл., Красночикойский р-н) собрала материал по

серым полевкам, который хранится в коллекции ИСЭЖ СО РАН. По мнению А.А. Позднякова (личное сообщение) в этом материале присутствует *A. mongolicus*. Данный факт требует проверки, но опираясь на наши данные по нахождению *A. mongolicus* в «нетипичном» для нее биоме высокогорной тайги на Витимском плоскогорье (ваучерный экземпляр ZIN 104310, см. Приложение 2), можно предположить, что это возможно и для территории Сохондинского заповедника.

Таким образом, виды могут обитать либо одновременно в одном местообитании (*A. fortis* и *A. maximowiczii*, *A. fortis* и *A. mongolicus*) либо в пределах некоторой территории, сменяя друг друга в течение относительно небольшого периода времени – *A. fortis* и *A. maximowiczii* (возможно, и *A. mongolicus*). При условии длительного обитания пернатого хищника на закрепленной территории любые замещения видов на его охотничьем участке будет фиксироваться в тафоценозе. Более длительный период, сопоставимый с продолжительностью позднего плейстоцена, позволяет предполагать такое изменение границ ареалов *A. oeconomus* и/или *A. middendorffii* в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке, при котором они могли попадать в тафоценозы одновременно или последовательно с *A. fortis* и/или *A. maximowiczii*.

Обитание всех этих видов на одной территории (возможно, почти одновременное), может быть связано и с более широким развитием в позднем плейстоцене и раннем голоцене открытых ландшафтов (Tiunov 2014; Shchetnikov et al. 2015). В тоже же время лесная растительность присутствовала здесь во все периоды позднего плейстоцена и голоцена (Korotky et al. 2005), и вполне вероятно, что значительная мозаичность ландшафта позволяла существовать здесь одновременно нескольким видам *Alexandromys*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящей работе в рыхлых позднеплейстоценовых и голоценовых отложениях пещеры Медвежий Клык было определено наличие *Alexandromys fortis*, *Alexandromys* cf. *oeconomus*, *Alexandromys* cf. *mongolicus*. С учетом данных Харинг (Haring et al. 2015) с большой вероятностью можно полагать наличие в отложениях *A. maximowiczii*, но в рамках примененного здесь метода этот вид однозначно не определяется, поэтому мы принимаем наличие в пещере остатков условной группы *Alexandromys* cf. *maximowiczii*. Возможные колебания палеоареалов в позднем плейстоцене и голоцене, широкие пределы варьирования формы антероконида среднеразмерных видов дальневосточных полевок и неопределенность, связанная с возможным присутствием в ископаемом материале «архаичных» и/или «уклоняющихся» морфотипов m1, не позволили нам однозначно определить виды. Фактически на уровне «экспертной оценки» определяется только *A. fortis*, благодаря крупным размерам и относительной стабильности пределов варьирования формы зуба «вокруг» среднего.

Применение методов геометрической морфометрии с подробным описанием антероконида через SSL дали неоднозначные результаты. С одной стороны, было показано, что подробное описание формы наиболее варьирующей части зуба ухудшило результаты видовой дискриминации по сравнению с результатами 2013 г., когда анализировалась в основном не варьирующая часть m1. С другой стороны, это позволило сформулировать представление о том, что форма антероконида m1 варьирует в широких пределах без выявляемой методом SSL видоспецифичности, т.е. каждый зуб имеет такую форму антероконида, которая в заданных пределах варьирования может повториться в любой другой популяции этого и/или другого вида. К сходным выводам пришла McGuire (2011), анализируя диагностическую ценность формы жевательной поверхности m1 некоторых серых полевок Нового Света. Все это наталкивает на следующие предположения: а) лучшая дискриминация по не варьирующей части m1 (Табл. 5) требует дальнейший поиск видоспецифичности по форме коренных зубов, связанной с устойчивостью пропорций менее изменчивых зубов, например, первого верхнего коренного зуба, M1; б) межвидовое перекрывание морфотипов, связаное с широким неспецифическим варьированием формы антероконида m1 (либо талона M3), позволяет говорить о том, что «складчатость контура» может быть связана с проявлением гетерохроний (см. Поздняков [Pozdnyakov] 2010: 145).

Так, можно полагать, что наиболее простая форма антероконида, характерная для *A. oeconomus* и маркируемая «экономусным слиянием», была предковой по отношению к более сложным формам жевательной поверхности m1 (это принято в среде палеонтологов уже давно). Это значит, что в ряде случаев, например, в определенных популяциях видов, для которых в среднем характерны усложненные морфотипы, могут «выщепляться» или сохраняться предковые морфотипы, которые будут считаться в этом случае «архаичными». Благодаря применению молекулярных методов удалось обнаружить такую природную популяцию *A. maximowiczii* с высокой частотой «экономусного слияния». С одной стороны, это может быть объяснено с позиций популяционной генетики (Markova et al. 2016, 2019), с другой – проявлением гетерохроний. Обе эти точки зрения тестируемы с применением современной методологии молекулярно-генетического анализа и подходов «EvoDevo» (*sensu* Jernvall 1995; Järvinen et al. 2006; Kavanagh et al. 2007; Polly 2007; Renvoisé et al. 2009; Jernvall and Thesleff 2012). Разработка перечисленными авторами подходов к проблеме формирования гипсодонтных зубов (модели «hypsodont teeth development») позволила им экспериментально показать наличие ряда механизмов формирования жевательной поверхности многобугорчатых зубов Murinae и вероятные направления развития зубов полевок трибы Arvicolini по пути «метамеризации» определенных их отделов под действием «белковых активаторов» (Järvinen et al. 2006) и применением «модели каскадного ингибирования», объясняющей развитийные механизмы формирования нижних коренных зубов грызунов и причины их дифференцировки по размеру от первого к третьему (Kavanagh et al. 2007).

Таким образом, полученные нами результаты предполагают дальнейший поиск решений фундаментальной проблемы формирования морфологического разнообразия и прикладной проблемы видовой диагностики арвиколин, с использованием как современных интегрированных методов морфологического и генетического анализа, так и методов «EvoDevo» (по крайней мере, анализа существующих опубликованных результатов в этой области).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках госзадания лаборатории териологии ЗИН РАН № АААА-А17-117022810195-3 «Филогения, морфология и систематика плацентарных млекопитающих» и Программы фундаментальных исследований Президиума РАН и Минобрнауки РФ «Эволюция органического мира. Роль и влияние планетарных процессов (2019)». Работа выполнялась при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты 18-04-00327-а, 19-04-00557-а). Авторы выражают искреннюю благодарность В.Е. Омелько за всестороннюю поддержку исследований ископаемых полевок из пещеры Медвежий Клык в период с 2008–2018 гг. Авторы также благодарят глубокоуважаемых коллег – А.А. Позднякова и анонимного рецензента, которые рецензировали нашу рукопись и позволили сделать ее лучше.

ЛИТЕРАТУРА

Abramson N.I. and Lissovsky A.A. 2012. Subfamily Arvicolinae Gray 1821. In: I.Ya. Pavlinov and A.A. Lissovsky (Eds.). The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference. (Archives of Zoological Museum of MSU. Vol. 52). KMK Scientific Press, Moscow: 220–276.

Agadzhanyan A.K. and Erbayeva M.A. 1983. Late Cenozoic rodents and lagomorphs of the USSR. Nauka, Moscow, 187 p. [In Russian].

Alekseeva E.V. and Golenishchev F.N. 1986. Fossil remains of grey voles of genus Microtus from Cave Bliznetz (Southern Far East). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **156**: 134142. [In Russian].

Alexeeva N. V. 2005. Environmental evolution of Late Cenozoic of West Transbaikalia (based on small mammal faunas). GEOS Press, Moscow, 141 p. [In Russian]

Bolshakov V.N., Vasilyeva I.A. and Maleeva A.G. 1980. Morphotypical mutability of voles' teeth. Nauka, Moscow, 140 p. [In Russian].

Courant F., Brunet-Lecomte P., Volobuev V., Chaline J., Quéré J-P., Nadachowski A., Montuire S., Bao G., Viriot L., Rausch R., Erbajeva M., Shi D. and Giraudoux P. 1999. Karyological and dental identification of *Microtus limnophilus* in a large focus of alveolar echinococcosis (Gansu, China). Animal biology and pathology, **322**: 473–480. https://doi.org/10.1016/S0764-4469(99)80097-3

Dokuchaev N.E. 2014. Far-Eastern grey voles (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys*) from Bolshoi Shantar Island. *Russian Journal of Theriology*, **13**: 65–70. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.13.2.02

Dokuchaev N.E. and Sheremetyeva I.N. 2017. On the identity of grey voles (Cricetidae, Rodentia) from the Bolshoi Shantar island, sea of Okhotsk, with Gromov's vole (*A. gromovi* Vorontsov et al., 1988). *Zoologicheskii Zhurnal*, **96**: 1425–1430. [In Russian]. https://doi.org/10.1134/S1062359018070051

Golenishchev F.N., Voyta L.L., Moroldoev I.V., Abramson N.I., Petrova T.V. and Kartavtseva I.V. 2018. New Transbaikalian finds of the Muja Valley Vole (Rodentia: Cricetidae: *Alexandromys mujanensis*). *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **322**: 357–384. [In Russian]. https://doi.org/10.31610/trudyzin/2018.322.3.357

Golenishchev F.N. 1982. The gray voles (subgenus *Microtus*, group "maximowiczii") of Eastern Siberia and the Far East. Abstract of the thesis, PhD, Leningrad: 26 p. [In Russian].

Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1–9.

Haring E., Voyta L., Däubl B. and Tiunov M.P. 2015. Comparison of genetic and morphological characters in fossil teeth of grey voles from the Russian Far East (Rodentia: Cricetidae: Alexandromys). *Mammalian Biology*, **80**: 496–504. https://doi.org/10.1016/j.mambio.2015.08.001

Järvinen E., Salazar-Ciudad I., Birchmeier W., Taketo M. M., Jernvall J. and Thesleff I. 2006. Continuous tooth generation in mouse is induced by activated epithelial Wnt/β-catenin signaling. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **103**: 18627–18632. https://doi.org/10.1073/pnas.0607289103

Jernvall J. 1995. Mammalian molar cusp patterns: Developmental mechanisms of diversity. *Acta Zoologica Fenica,* **198**: 1–61.

Jernvall J. and Thesleff I. 2012. Tooth shape formation and tooth renewal: evolving with the same signals. *Development*, **139**: 3487–3497. https://doi.org/10.1242/dev.085084

Kang T-H., Kim D-H., Lee H., Cho H-J, Hur W-H., Han S-H., Kim Y-J., Paek W-K., Jin S-D. and Paik I-H. 2013. Analysis of pome kange of Eurasian Eagle Owl (*Bubo bubo*) by WT-100. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, **6**: 369–373. https://doi.org/10.7229/jkn.2013.6.3.369

Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N., Korobitsina K.V., Nemkova G.A., Konovalova E.V., Korablev V.V. and Voyta L.L. 2008. Chromosomal forms of *Microtus maximowiczii* (Schrenck, 1859) (Rodentia, Cricetidae): variability in 2n and NF in different geographic regions. *Russian Journal of Theriology*, **7**: 89–97. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.07.2.05

Kavanagh K.D., Evans A.R. and Jernvall J. 2007. Predicting evolutionary patterns of mammalian teeth from development. *Nature*, **449**: 427–432. https://doi.org/10.1038/nature06153

Klingenberg C. P. 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Molecular Ecology Resources*, **11**: 353–357. https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x

Korotky A.M., Volkov V.G., Grebennikova T.A., Razzhigaeva N.G., Pushkar' V.S., Ganzey L.A. and Mohova L.M. 2005. Far East. In: A.A. Velichko and V.P. Nechaev (Eds.). Cenozoic Climatic and Environmental Changes in Russia. Geological Society of America, Boulder, CO: 121–138.

Lissovsky A.A., Obolenskaya E.V., Abramson N.I., Dokuchaev N.E., Yakimenko V.V., Mal'kova M.G., Bogdanov A.S. and Ivanova N.V. 2009. Geographic variation of *Microtus middendorffii* (Cricetidae, Arvicolinae, Rodentia) sensu lato studied by craniometrical and mitochondrial features. *Russian Journal of Theriology*, **9**: 71–81. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.09.2.03

Lissovsky A.A., Petrova T.V., Yatsentyuk S.P., Golenishchev F.N., Putincev N.I., Kartavtseva I.V., Sheremetyeva I.N. and Abramson N.I. 2018. Multilocus phylogeny and taxonomy of East Asian voles Alexandromys (Rodentia, Arvicolinae). *Zoologica Scripta*, **47**: 9–20. https://doi.org/10.1111/zsc.12261

Maleeva A.G. 1976. On dental variation in voles (Microtinae). *Proceedings of the Zoological Institute, Academy of Sciences of the USSR*, **60**: 48–57. [In Russian].

Markova E., Sibiryakov P. and Ehrich D. 2016. Surviving in the High Arctic: dental variation in a casually introduced population of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia) on Svalbard. *Acta Zoologica*, **97**: 442453. https://doi.org/10.1111/azo.12138

Markova E.A., Sibiryakov P.A., Kartavtseva I.V., Lapin A.S., Morozkina A.V., Petukhov V.A., Tiunov M.P. and Starikov V.P. 2019. What can an invasive species tell us about Evolution? A study of dental variation in disjunctive populations of *Microtus rossiaemeridionalis* (Arvicolinae, Rodentia). *Journal of Mammalian Evolution*, **26**: 267–282. https://doi.org/10.1007/s10914-017-9401-1

McGuire J.L. 2010. Geometric morphometrics of vole (*Microtus californicus*) dentition as a new paleoclimate proxy: Shape change along geographic and climatic clines. *Quaternary International*, **212**: 198–205. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2009.09.004

McGuire J.L. 2011. Identifying California *Microtus* species using geometric morphometrics documents Quaternary geographic range contractions. *Journal of Mammalogy*, **92**: 1383–1394. https://doi.org/10.1644/10-MAMM-A-280.1

Meyer M.N., Golenishchev F.N., Radzhabli S.I. and Sablina O.V. 1996. The grey voles (subgenus *Microtus*) of Russia and adjacent territories. *Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences*, **232**: 1–320. [In Russian].

Ognev O.S. 1914. Die Säugetiere aus dem Südlichen Ussuri-Gebiete. *Journal de la Section Zoologigue de la Société Impériale des Amis des Sciences Naturalles, d'Antropologie et d'Ethnographie*, **2**(3): 101–134.

Panasenko V.E. and Tiunov M.P. 2010. The population of small mammals (Mammalia: Eulipotyphla, Rodentia, Lagomorpha) on the southern Sikhote-Alin in the Late Pleistocene and Holocene. *Bulletin of Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences*, **6**: 60–67. [In Russian].

Panasenko V.E. and Kholin S.K. 2011. Historical aspect of the low jaw variability of *Crocidura shantungensis* Miller, 1901 (Eulipotyphla: Soricidae). *Amurian Zoological Journal*, **3**: 391–396. [In Russian].

Perez S.I., Bernal V. and Gonzales N. 2006. Differences between sliding semi-landmark methods in geometric morphometrics, with an application to human craniofacial and dental variation. *Journal of Anatomy*, **208**: 769–784. https://doi.org/10.1111/j.1469-7580.2006.00576.x

Polly P.D. 2007. Development with a bite. *Nature*, **449**: 413–415. https://doi.org/10.1038/449413a

Pozdnyakov A.A. 2010. Morphological diversity: characteristic, structure, analysis. In: V.N. Bolshakov (Ed.). Communities and populations: Ecological and morphological analysis. KMK Scientific Press, Moscow-Novosibirsk: 133–157. [In Russian].

Renvoisé E., Evans A.R., Jebrane A., Labruère C., Laffort R. and Montuire S. 2009. Evolution of Mammal tooth patterns: New insights from a developmental predict model. *Evolution*, **63**: 1327–1340. https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2009.00639.x

Rohlf F.J. 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces. *Journal of Classification*, **16**: 197–223. https://doi.org/10.1007/s003579900054

Rohlf F.J. 2003. tpsRelw, version 1.35. http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html [Jan 2017]

Rohlf F.J. 2004. tpsUtil, version 1.28. http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html [Jan 2017]

Rohlf F.J. 2007. tpsDig2, version 2.31. http://life.bio.sunysb.edu/morph/index.html [Jan 2017]

Rohlf F.J. and Slice D.E. 1990. Extensions of the Procrustes Method for the optimal superimposition of landmarks. *Systematic Zoology*, **39**: 40–59. https://doi.org/10.2307/2992207

Shchetnikov A.A., Khenzykhenova F.I., Klement'ev A.M., Simakova A.N., Semenei E.Y. and Filinov I.A. 2015. Changes of environments and climate during the Late Pleistocene and Holocene reconstructed from aeolian and colluvial deposits of the Zaktui site (Tunka rift valley, Baikal region). *Quaternary International*, **355**: 80–90.

Sheremetyeva I.N., Kartavtseva I.V., Voyta L.L. and Tiunov M.P. 2010. New data on the distribution of Microtus voles (Rodentia, Cricetidae) in the Russian Far East. *Zoologicheskii Zhurnal*, **89**: 1273–1276. [In Russian].

Smith A.T. and Xie Y. 2008. A Guide to the Mammals of China. Princeton University Press, Princeton-New Jersey: 544 p.

Tiunov M.P. 2014. *Myospalax psilurus* – a relic of the southeastarn outskirts of the mammoth fauna. In: A.V. Borodin, E. A. Markova and T.V. Strukova (Eds.). The Quaternary of the Urals: global trends and Pan-European Quaternary records. International conference INQUA-SEQS. Ural Federal University, Ekaterinburg: 163–166.

Voyta L.L., Golenishchev F.N. and Tiunov M.P. 2013. Analysis of shape and size variation of the first lower molar in the Far-Eastern grey voles of genus *Alexandromys* (Rodentia: Cricetidae) from Russian fauna using geometric morphometrics. *Russian Journal of Theriology,* **12**: 19–32. https://doi.org/10.15298/rusjtheriol.12.1.02

Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D. and Fink W.L. 2004. Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer. Elsevier Academic Press, San Diego: 437 p.

Представлена 21 апреля 2019; принята 23 августа 2019.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1. Список видов и форм *Alexandromys* из пещеры Медвежий клык (отложения позднего плейстоцена–голоцена)

«*» – зубы, использованные в морфометрическом анализе

APPENDIX 1. The list of species and forms *Alexandromys* from Medvezhiy Klyk Cave (late Pleistocene–Holocene deposits)

The teeth used for morphometric analysis are marked by "*"

Alexandromys fortis (n = 137)

– Сохранность: **полная (правый m1):**
– Condition: **full (right m1):**
ZIN 104913/001*, 009*, 024*, 027*, 083*, 087*, 088*, 089*, 091*, 115*, 117*, 145, 158*, 195*, 252, 314, 315, 500*, 590, 616*, 659, 686, 745* (n = 23).
– Сохранность: **полная (левый m1):**
– Condition: **full (left m1):**
ZIN 104913/011*, 021*, 023*, 036*, 037*, 046*, 064*, 065*, 074*, 078*, 080*, 081*, 090*, 092*, 093*, 101*, 108*, 116, 125*, 127*, 224*, 226*, 227*, 299, 352*, 362*, 364*, 610*, 627*, 640*, 728*, 757, 758*, 791 (n = 34).
– Сохранность: **поврежденный (правый m1):**
– Condition: **damaged (right m1):**
ZIN 104913/016*, 019*, 051*, 058, 060, 073*, 076*, 085, 103*, 104, 106, 126, 135 ,136*, 149, 168, 177, 208*, 254*, 272, 282, 294, 327, 346, 354*, 395, 481, 502, 552*, 554*, 560, 591, 612, 674, 684*, 712, 713*, 715, 729, 731, 747, 770*, 783*, 784 (n = 44).
– Сохранность: **поврежденный (левый m1):**
– Condition: **damaged (left m1):**
ZIN 104913/008, 010, 017, 018, 028*, 041, 045, 052*, 066, 084*, 094, 102*, 107, 114, 138*, 143, 166, 180, 207*, 225*, 229, 246*, 491*, 501, 539*, 562, 569, 643, 644, 646, 658*, 755, 759*, 782, 785, 790 (n = 36).

Alexandromys cf. *maximowiczii* (n = 387)

– Сохранность: **полная (правый m1):**
– Condition: **full (right m1):**
ZIN 104913/124*, 139*, 140, 144, 184*, 190*, 193, 216*, 217*, 239*, 243*, 244*, 245*, 253*, 310*, 329*, 340*, 349*, 350*, 361*, 382, 383*, 397*, 401*, 410*, 425*, 441*, 469, 492*, 520, 608*, 615*, 622*, 645*, 690*, 720*, 726*, 727*, 735*, 781*, 808*, 810* (n = 42).
– Сохранность: **полная (левый m1):**
– Condition: **full (left m1):**
ZIN 104913/006, 015*, 020, 050*, 082, 112*, 147, 156*, 179*, 185*, 186*, 194*, 214*, 220*, 249*, 261*, 265, 271*, 285*, 300*, 308*, 319, 320*, 324*, 342, 379*, 387*, 396*, 398, 405, 433, 443*, 462*, 472*, 477*, 521*, 527*, 546*, 550*, 558*, 578, 579*, 580*, 581, 589, 617*, 620*, 639*, 641*, 651, 653*, 688, 709*, 717*, 723, 741*, 748*, 756*, 767*, 789, 799* (n = 61).
– Сохранность: **поврежденный (правый m1):**
– Condition: **damaged (right m1):**
ZIN 104913/007, 012, 039, 063, 096*, 099, 109, 119, 123, 129, 133*, 137*, 157*, 165, 169*, 170*, 171, 187, 191, 200, 203, 206*, 218*, 219*, 234, 236, 250*, 251, 267, 270*, 281, 287*, 293, 296*, 303, 307, 318*, 326, 334, 335*, 345, 347, 348, 351, 360, 375, 377, 385, 386, 392, 393, 394*, 400, 406, 409, 411, 418, 421, 422, 423, 426, 429*, 431, 432, 440, 448, 453, 458, 460*, 463, 464, 465, 466, 468, 479*, 480, 497, 498*, 499, 509*, 522, 526*, 528*, 541, 557*, 567, 568, 585, 586, 605, 607, 609, 621, 624, 626, 629, 638, 642*, 647, 648, 655*, 656*, 671, 675*, 678, 679, 681, 683*, 689, 705*, 718, 719*, 734, 737, 738, 739*, 743, 744*, 750*, 751, 754, 768, 774*, 778*, 786, 787, 792, 804, 805, 812*, 815 (n = 131).
– Сохранность: **поврежденный (левый m1):**
– Condition: **damaged (left m1):**
ZIN 104913/013, 014*, 032, 035, 040, 059*, 095, 097*, 098, 100, 105, 110, 111, 128, 131, 132, 134, 148, 150, 151, 154, 172*, 183*, 189, 197, 198, 204, 209, 210, 215, 221, 222, 223, 241*, 242*, 256, 257, 260, 262, 263, 264, 273, 276, 277, 279, 284*, 286, 290*, 301, 302, 304, 305, 306, 309*, 321, 323, 328*, 330, 331, 333, 338, 343, 344*, 353, 376, 378, 380*, 381*, 384*, 399, 404, 408, 412, 414, 415, 417, 419, 420, 424, 427, 430, 434, 436, 438, 442, 447, 452, 454, 467, 471, 489, 490, 493*, 494, 495, 496, 510*, 511*, 512*, 513*, 518, 529, 530, 538, 540, 542*, 561, 564, 584, 587, 588, 600*, 601*, 606, 613, 614, 618, 625, 649, 650, 654, 657, 677, 680, 685, 691, 706, 707, 708, 711, 714*, 721, 725, 730, 733, 736, 740, 749, 761, 762, 763, 769, 773, 775, 779, 780, 788, 793*, 798, 803, 811, 814, 816 (n = 153).

***Alexandromys* cf. *oeconomus* (n = 8)**

– Сохранность: **полная (правый m1):**
– Condition: **full (right m1):**
ZIN 104913/716*, 776 (n = 2).
– Сохранность: **полная (левый m1):**
– Condition: **full (left m1):**
ZIN 104913/268*, 312* (n = 2).
– Сохранность: **поврежденный (правый m1):**
– Condition: **damaged (right m1):**
ZIN 104913/519*, 797 (n = 2).
– Сохранность: **поврежденный (левый m1):**
– Condition: **damaged (left m1):**
ZIN 104913/130*, 255* (n = 2).

***Alexandromys* cf. *mongolicus* (n = 10)**

– Сохранность: **полная (правый m1):**
– Condition: **full (right m1):**
ZIN 104913/628 (n = 1).
– Сохранность: **полная (левый m1):**
– Condition: **full (left m1):**
ZIN 104913/258*, 292* (n = 2).
– Сохранность: **поврежденный (правый m1):**
– Condition: **damaged (right m1):**
ZIN 104913/275*, 289, 298, 470, 488, 809 (n = 6).
– Сохранность: **поврежденный (левый m1):**
– Condition: **damaged (left m1):**
ZIN 104913/291 (n = 1).

ПРИЛОЖЕНИЕ 2. Список рецентных экземпляров *Alexandromys*, использованных для морфометрического анализа

Примечание: [1] – обозначения см. в Табл. 1–4

APPENDIX 2. The list of recent specimens of *Alexandromys* used in morphometric analysis

Note: [1] – designations see in Tabs 1–4

***Alexandromys fortis* (n = 54)**

– [f1] Klykov[1] о. Клыков, залив Петра Великого, Японское море, Приморский кр., Россия: 74908–74919, 74989 ZIN (n = 12);
– [f1] Klykov Klykov Island, Peter the Great Bay, the Sea of Japan, Primorskiy Kray, Russia: 74908–74919, 74989 ZIN (n = 12);

– [f2] Putiatin Putiatin виварная колония с о. Путятин, залив Петра Великого, Японское море, Приморский кр., Россия: 100983 (MM – 003, 007, 011, 032, 033, 112, 143, 144, 254, 261, 266, 276) ZIN (n = 12);
– [f2] Putiatin artificial sample from Putiatin Island, Peter the Great Bay, the Sea of Japan, Primorskiy Kray, Russia: 100983 (MM – 003, 007, 011, 032, 033, 112, 143, 144, 254, 261, 266, 276) ZIN (n = 12);

– [f3] Sergeevka п. Сергеевка, Приморский кр., Россия: 18831, 18832, 18835, 18838, 18843, 18834 ZIN (n = 6);
– [f3] Sergeevka Sergeevka Village, Primorskiy Kray, Russia: 18831, 18832, 18835, 18838, 18843, 18834 ZIN (n = 6);

– [f4] Soktuy-Milozan виварная колония из п. Соктуй-Милозан, Забайкальский кр., Россия: 100984 (MM – 035, 041, 131, 138, 156, 164, 207, 243, 277, 306, 311, 316–318, 510, 521, 666, 707, 708, 724, 738, 746, 750, 766) ZIN (n = 24);
– [f4] Soktuy-Milozan artificial sample from Soktuy-Milozan Village, Zabaikalskiy Kray, Russia: 100984 (MM – 035, 041, 131, 138, 156, 164, 207, 243, 277, 306, 311, 316–318, 510, 521, 666, 707, 708, 724, 738, 746, 750, 766) ZIN (n = 24).

***Alexandromys maximowiczii* (n = 57)**

– [m1] Ivan оз. Иван, Забайкальский кр., Россия: 50190, 50191, 50193, 50195, 50196, 50202 ZIN (n = 6);
– [m1] Ivan Ivan Lake, Zabaikalskiy Kray, Russia: 50190, 50191, 50193, 50195, 50196, 50202 ZIN (n = 6);

– [m2] Never станция Большой Невер, Амурская обл., Россия: 18799, 18800, 18802–18808 ZIN (n = 9);
– [m2] Never Bolshoi Never Railway Station, Amurskaya Oblast’, Russia: 18799, 18800, 18802–18808 ZIN (n = 9);

– [m3] Zeia – Зейский заповедник, Амурская обл., Россия: 70176 (249, 317, 346, 350, 352, 403, 432, 442, 488, 446, 474, 640, 641, 799, 803),

70177 (128, 251, 309, 316, 341, 342, 354, 430, 437, 456, 457, 472, 499, 788, 804) ZIN (n = 30);
- [m3] Zeia Zeiskiy Nature Reserve, Amurskaya Oblast', Russia: 70176 (249, 317, 346, 350, 352, 403, 432, 442, 488, 446, 474, 640, 641, 799, 803), 70177 (128, 251, 309, 316, 341, 342, 354, 430, 437, 456, 457, 472, 499, 788, 804) ZIN (n = 30);

- [cytB] Amalat – окр. п. Багдарин, лев. бер. р. Малый Амалат (N54.311, E113.419), республика Бурятия, Россия: **98970** (female, sad, дата сбора 17.08.2011, длина тела (L) = 107 мм); **98971** (female, sad, дата сбора 17.08.2011, L = 100 мм); **98972** (male, sad, дата сбора 18.08.2011, L = 96 мм); **98973** (female, sad, дата сбора 18.08.2011, L = 89 мм); **98974** (female, sad, дата сбора 19.08.2011, L = 95 мм); **98975** (male, sad, дата сбора 19.08.2011, L = 97 мм); **98976** (female, sad, дата сбора 19.08.2011, L = 93 мм); **98977** (female, sad, дата сбора 19.08.2011, L = 95 мм); **98979** (male, juv, дата сбора 19.08.2011, L = 81 мм); **98980** (female, sad, дата сбора 19.08.2011, L = 102 мм); **10143** (male, sad, дата сбора 17.08.2011, L = 92 мм); **104197** (female, sad, дата сбора 17.08.2011, L = 93 мм) ZIN (n = 12); Информацию из Генбанка см. в публикации Голенищев и др. ([Golenishchev et al.] 2018); Некоторые зубы приведены в Приложении 4 (Рис. 46).
- [cytB] Amalat – Bagdarin village vicinity, Malyi Amalat river left bank (N54.311, E113.419), Buryatia Republic, Russia: **98970** (female, sad, catching date 17.08.2011, head and body length (L) = 107 mm); **98971** (female, sad, catching date 17.08.2011, L = 100 mm); **98972** (male, sad, catching date 18.08.2011, L = 96 mm); **98973** (female, sad, catching date 18.08.2011, L = 89 mm); **98974** (female, sad, catching date 19.08.2011, L = 95 mm); **98975** (male, sad, catching date 19.08.2011, L = 97 mm); **98976** (female, sad, catching date 19.08.2011, L = 93 mm); **98977** (female, sad, catching date 19.08.2011, L = 95 mm); **98979** (male, juv, catching date 19.08.2011, L = 81 mm); **98980** (female, sad, catching date 19.08.2011, L = 102 mm); **10143** (male, sad, catching date 17.08.2011, L = 92 mm); **104197** (female, sad, catching date 17.08.2011, L = 93 mm) ZIN (n = 12); Information from Genbank see in Golenishchev et al. (2018). Some specimen images see in the Appendix 4 (Fig. 46).

Alexandromys middendorffii (n = 45)

- [d1] Omoloy – р. Омолой, республика Якутия, Россия: 52496, 52498, 52500, 52502, 52507, 52507, 52509, 52513, 52517 ZIN (n = 8);
- [d1] Omoloy – Omoloy River, Yakutia Republic, Russia: 52496, 52498, 52500, 52502, 52507, 52507, 52509, 52513, 52517 ZIN (n = 8);

- [d2] Keta – оз. Кета, п-ов Таймыр, Красноярский кр., Россия: 51542, 51547–51548, 51550, 51553, 51562, 51563 ZIN (n = 7);
- [d2] Keta – Keta Lake, Taimyr Peninsula, Krasnoyarskiy Kray, Russia: 51542, 51547–51548, 51550, 51553, 51562, 51563 ZIN (n = 7);

- [d3] Tiksi – виварная колония из г. Тикси, республика Якутия, Россия: 100989 (34, 41, 42, 46, 62, 66, 67, 78, 137, 166) ZIN (n = 10)
- [d3] Tiksi – artificial sample from Tiksi, Yakutia Republic, Russia: 100989 (34, 41, 42, 46, 62, 66, 67, 78, 137, 166) ZIN (n = 10)

- [h1] Betenkes – п. Бетенкес, республика Якутия, Россия: 70223–70225, 70232, 70233, 70235, 70236, 70239, 70240, 70706, 71848–71850, 100999 (MM – 005, 009, 011, 048, 055, 092) ZIN (n = 19);
- [h1] Betenkes – Betenkes Village, Yakutia Republic, Russia: 70223–70225, 70232, 70233, 70235, 70236, 70239, 70240, 70706, 71848–71850, 100999 (MM – 005, 009, 011, 048, 055, 092) ZIN (n = 19);

- [cytB] Botogol – п. Ботогол, республика Бурятия, Россия: 100581 ZIN (n = 1); Информацию из Генбанка см. в публикации Голенищев и др. ([Golenishchev et al.] 2018);
- [cytB] Botogol – Botogol Village, Buryatia Republic, Russia: 100581 ZIN (n = 1); Information from Genbank see in Golenishchev et al. (2018).

Alexandromys oeconomus (n = 66)

- [o1] Tukuringra – хр. Тукурингра, к С. от ст. Большой Невер, Амурская обл., Россия: 18818–18822 ZIN (n = 5);
- [o1] Tukuringra – Tukuringra Ridge, northward from Bolshoi Never railway station, Amurskaya Oblast', Russia: 18818–18822 ZIN (n = 5);

– [o2] Belbei – п. Белбей, республика Тува, Россия: 64347–64350, 64352, 64353, 64355 ZIN (n = 7);
– [o2] Belbei – Belbei – Belbei Vill., Tuva Republic, Russia: 64347–64350, 64352, 64353, 64355 ZIN (n = 7);

– [o3] Matua – о. Матуа, Курильская гряда, Сахалинская обл., Россия: 2845–2847, 2850, 2852, 2866, 2867, 2869, 2918, 2920–2924, 2927, 2936, 2939, 2941 IBSS (n = 18);
– [o3] Matua – Matua Island, Kurile Chain, Sakhalinskaya Oblast', Russia: 2845–2847, 2850, 2852, 2866, 2867, 2869, 2918, 2920–2924, 2927, 2936, 2939, 2941 IBSS (n = 18);

– [o4] Ossora – о. Оссора, Курильская гряда, Сахалинская обл., Россия: 3065, 5360, 5362, 5363, 5378, 5384, 5385, 5423, 5427, 5437, 5444, 5455, 5456, 5459, 5461, 5462 IBSS (n = 16);
– [o4] Ossora – Ossora Vill., Kamchatskiy Kray, Russia: 3065, 5360, 5362, 5363, 5378, 5384, 5385, 5423, 5427, 5437, 5444, 5455, 5456, 5459, 5461, 5462 IBSS (n = 16);

– [o5] Shumshu – о. Шумшу, Курильская гряда, Сахалинская обл., Россия: 0045, 2752, 2760, 2763, 2766, 2767, 2770, 2778, 2784–2786, 2795, 2804, 2816, 2828, 2832, 3084, 3104, 3106, 3111 IBSS (n = 20);
– [o5] Shumshu – Shumshu Island, Kurile Chain, Sakhalinskaya Oblast', Russia: 0045, 2752, 2760, 2763, 2766, 2767, 2770, 2778, 2784–2786, 2795, 2804, 2816, 2828, 2832, 3084, 3104, 3106, 3111 IBSS (n = 20).

Alexandromys mongolicus **(n = 13)**

– [g1] Soktuy-Milozan – виварная колония из п. Соктуй-Милозан, Забайкальский кр., Россия: 100986 (MM – 54, 58, 88, 105, 186, 216, 223, 224, 234, 237, 238, 279) ZIN (n = 12);
– [g1] Soktuy-Milozan – artificial sample from Soktuy-Milozan Village, Zabaikalskiy Kray, Russia: 100986 (MM – 54, 58, 88, 105, 186, 216, 223, 224, 234, 237, 238, 279) ZIN (n = 12);

– [cytB] Bagdarin – п. Багдарин, республика Бурятия, Россия: 104310 ZIN (n = 1); Информацию из Генбанка см. в публикации Голенищев и др. ([Golenishchev et al.] 2018);
– [cytB] Bagdarin – Bagdarin Village, Buryatia Republic, Russia: 104310 ZIN (n = 1); Information from Genbank see in Golenishchev et al. (2018).

ПРИЛОЖЕНИЕ 3. Пример оформления вспомогательных файлов для прокрустова анализа с применением метода «скользящих полуметок» (100 SSL)

APPENDIX 3. A primer of the design of auxiliary files for Procrustes analysis using the “sliding semi-landmarks” method (100 SSL)

«links file	«Sliders file
1 99 2 0	1 98 3 0
1 2	1 2 3
2 3	2 3 4
3 4	3 4 5
4 5	4 5 6
5 6	5 6 7
6 7	6 7 8
7 8	7 8 9
8 9	8 9 10
9 10	9 10 11
… …	… … …
98 99	97 98 99
99 100	98 99 100
Примечание. Необходимо соблюдать синтаксис и пробелы. Количество пар обозначается второй цифрой. Для 100 SSL необходимо 99 пар. Другие цифры остаются неизменными.	**Примечание.** Количество триплет обозначается второй цифрой. Для 100 SSL необходимо 98 триплет.

ПРИЛОЖЕНИЕ 4. Изображения исследованных зубов m1

APPENDIX 4. The images of the investigated teeth m1

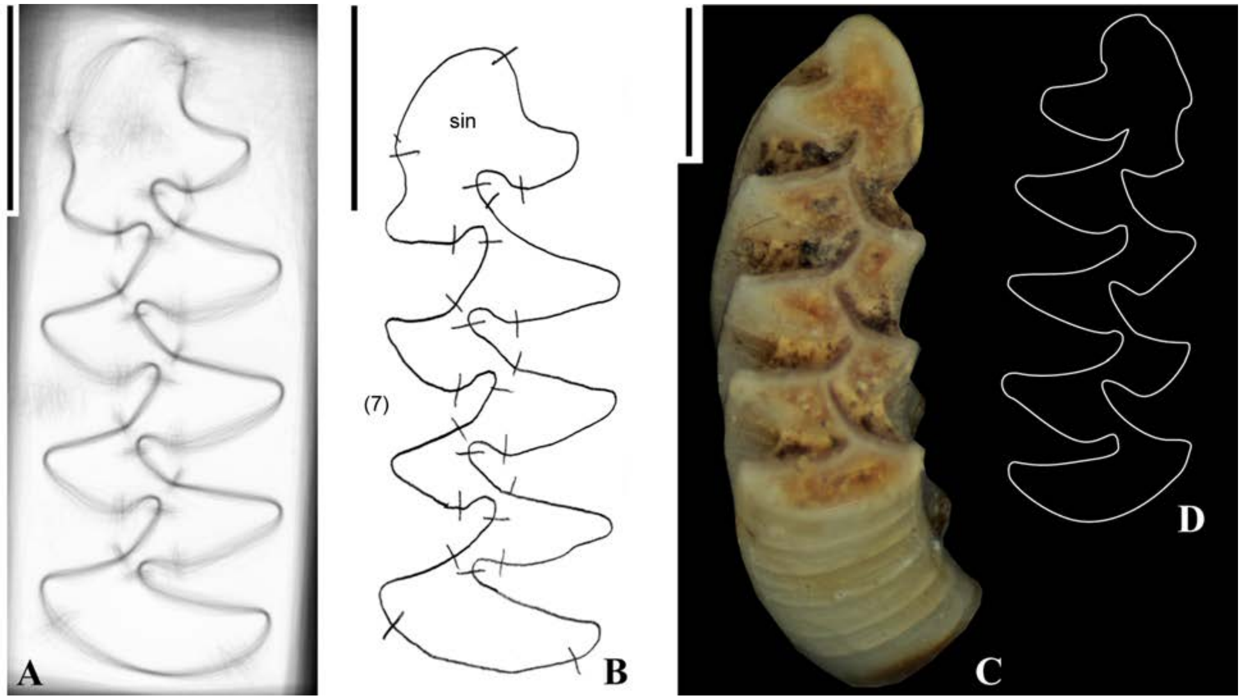


Рис. Прил. 4–1. A – консенсусное изображение m1 *Alexandromys fortis* на основе рецентных выборок (n = 54); B – левый m1 рецентного экземпляра ZIN 74911 *A. fortis*; C – правый изолированный m1 ZIN 104913/001 экземпляра *A. fortis* из пещеры Медвежий клык; D – рисунок жевательной поверхности m1 ZIN 104913/001. Шкала = 1 мм.

Fig. App. 4–1. A – consensus image of m1 of *Alexandromys fortis* based on recent samples (n = 54); B – left m1 of recent specimen ZIN 74911 of *A. fortis*; C – Right isolated m1 of *A. fortis* ZIN 104913/001 from Medvezhyi Clyk Cave; D – explanatory drawing of the occlusal surface of m1 of ZIN 104913/001. Scale bar = 1 mm.

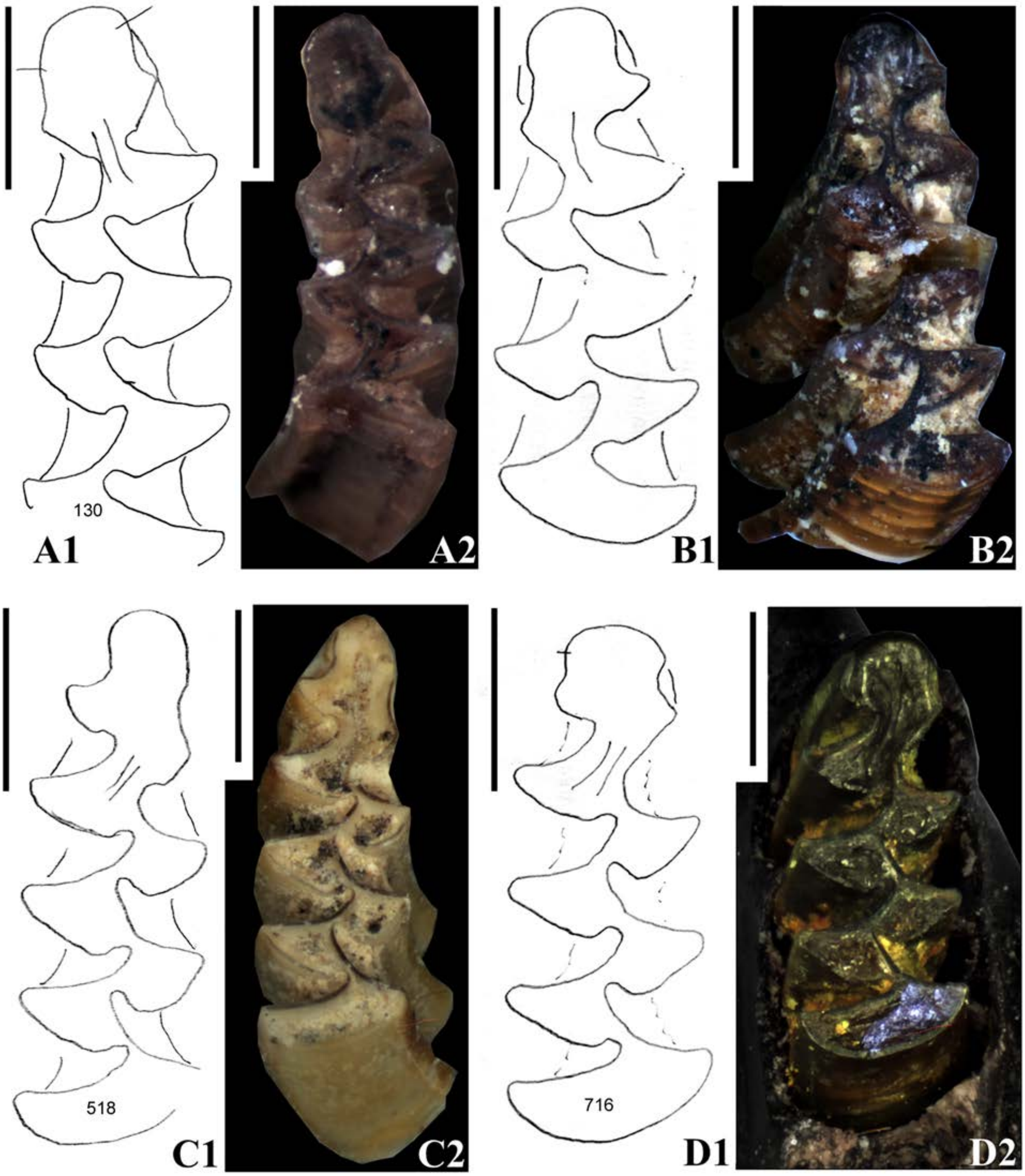


Рис. Прил. 4–2. Ископаемые зубы m1 *Alexandromys* cf. *oeconomus* из пещеры Медвежий Клык: A1, A2 – рисунок и фотография жевательной поверхности левого m1 ZIN 104913/130; B1, B2 – *ibid*., левый m1 ZIN 104913/312; C1, C2 – *ibid*., правый m1 ZIN 104913/519; D1, D2 – *ibid*., правый m1 ZIN 104913/716. Шкала = 1 мм.

Fig. App. 4–2. Fossil m1 of *Alexandromys* cf. *oeconomus* from Medvezhyi Clyk Cave: A1, A2 – explanatory drawing and photo of the occlusal surface of left m1 of ZIN 104913/130; B1, B2 – *ibid*., left m1 of ZIN 104913/312; C1, C2 – *ibid*., right m1 of ZIN 104913/519; D1, D2 – *ibid*., right m1 of ZIN 104913/716. Scale bar = 1 mm.

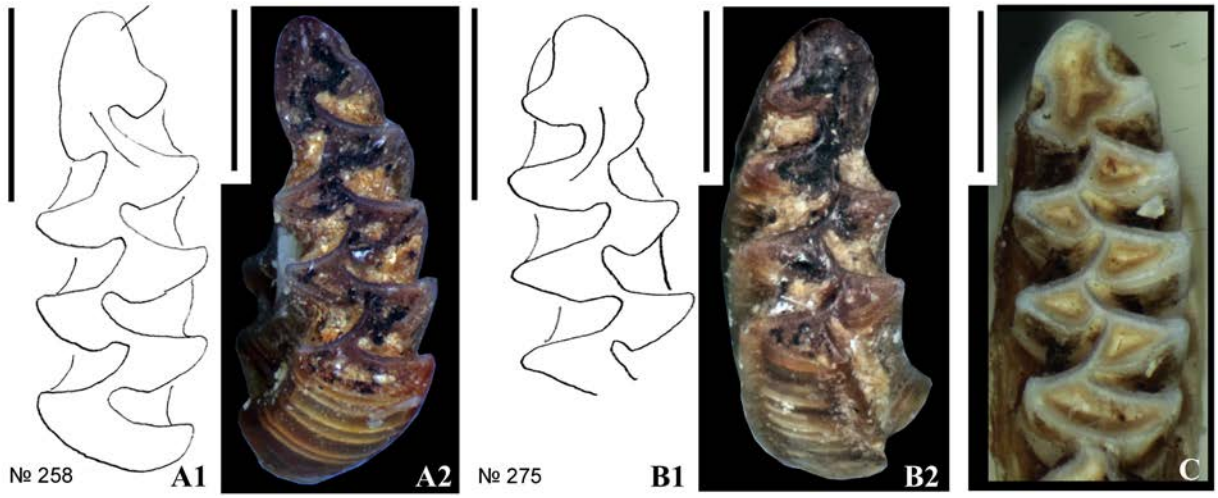


Рис. Прил. 4–3. Ископаемые зубы m1 *Alexandromys* cf. *mongolicus* из пещеры Медвежий Клык: A1, A2 – рисунок и фотография жевательной поверхности левого m1 ZIN 104913/258; B1, B2 – *ibid.*, правый m1 ZIN 104913/275; C – фотография левого m1 ваучерного экземпляра *A. mongolicus* ZIN 104310, п. Багдарин, Бурятия (рецентный). Шкала = 1 мм.

Fig. App. 4–3. Fossil m1 of *Alexandromys* cf. *mongolicus* from Medvezhyi Clyk Cave: A1, A2 – explanatory drawing and photo of the occlusal surface of left m1 of ZIN 104913/258; B1, B2 – *ibid.*, right m1 of ZIN 104913/275; C – photo of m1 of *A. mongolicus* ZIN 104310 from Bagdarin Village vicinity, Buryatia (recent sample; cytB voucher specimen). Scale bar = 1 mm.

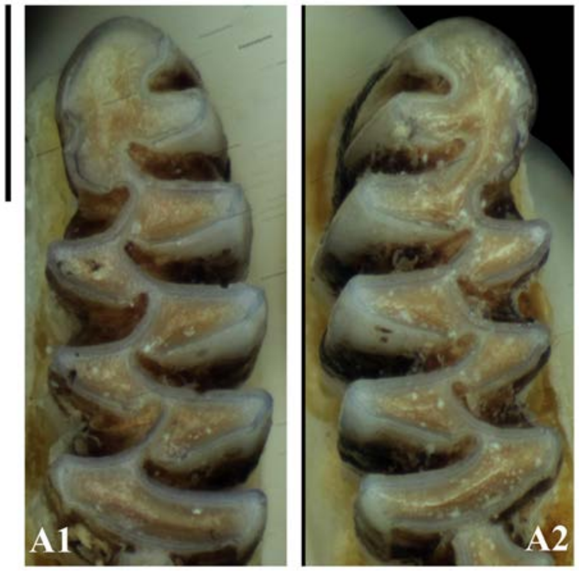


Рис. Прил. 4–4. Зубы m1 рецентных *Alexandromys shantaricus*: A1, A2 – левый и правый m1 (соответственно) экземпляра ZIN 99614. Шкала = 1 мм.

Fig. App. 4–4. Teeth m1 of recent *Alexandromys shantaricus*: A1, A2 – left and right m1, correspondingly, of ZIN 99614. Scale bar = 1 mm.

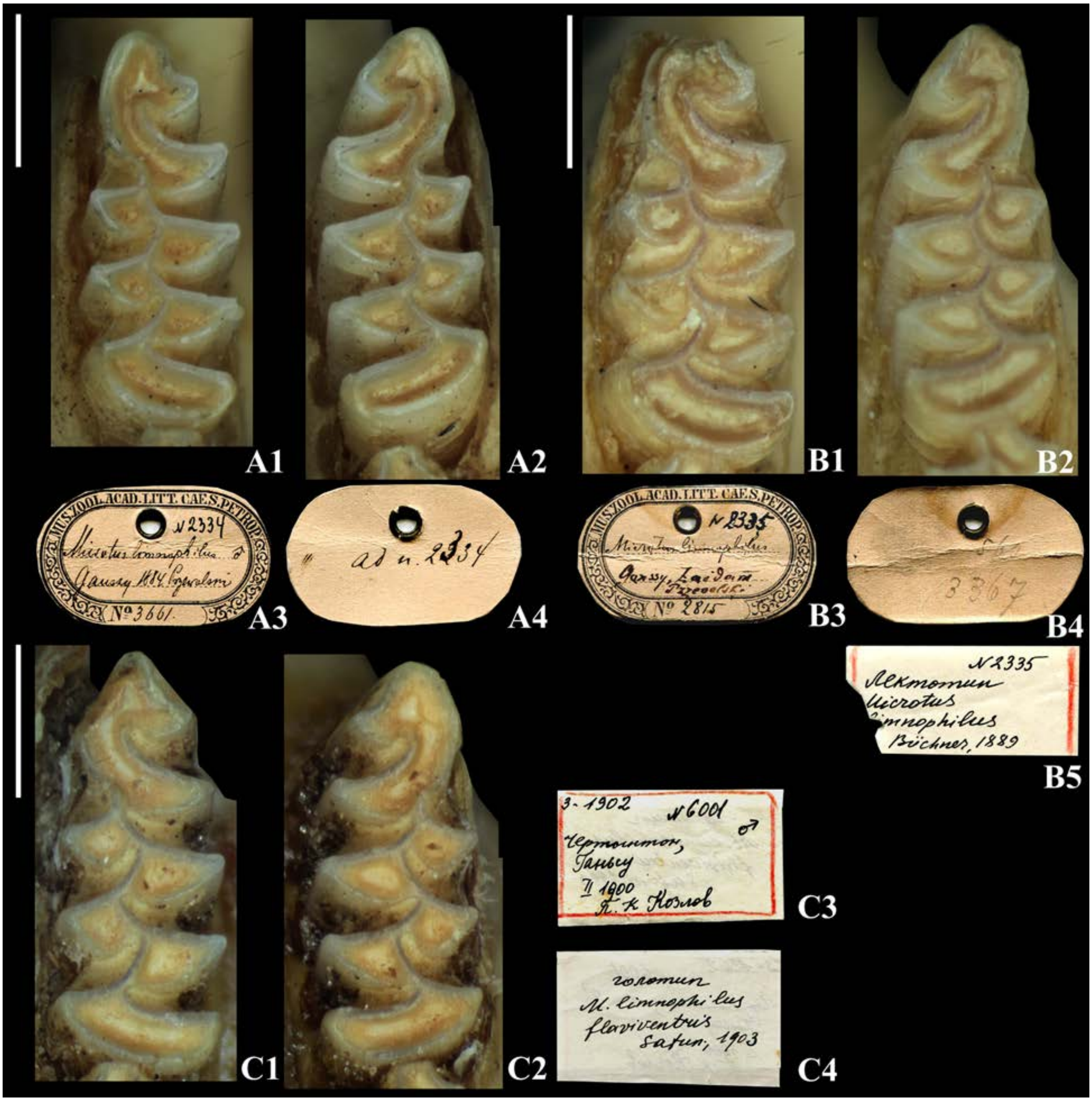


Рис. Прил. 4–5. Зубы m1 типовых экземпляров *Alexandromys limnophilus*: A1, A2 – левый и правый m1 (соответственно) паралектотипа *A. limnophilus* (Büchner, 1889) ZIN 2334 (3661); A3, A4 – оригинальная этикетка (лицевая и изнаночная стороны, соответственно); B1, B2 – *ibid.*, лектотип *A. limnophilus* (Büchner, 1889) ZIN 2335 (2815); B3, B4 – оригинальная этикетка (*ibid.*); B5 – этикетка лектотипа; C1, C2 – *ibid.*, голотип *A. limnophilus flaviventris* (Satunin, 1903) ZIN 6001; C3 – этикетка голотипа. Шкала = 1 мм.

Fig. App. 4–5. Teeth m1 of type specimens of *Alexandromys limnophilus*: A1, A2 – left and right m1, correspondingly, of paralectotype of *A. limnophilus* (Büchner, 1889) 2334 (3661); A3, A4 – original labels (face and back sides, correspondingly); B1, B2 – *ibid.*, lectotype of *A. limnophilus* (Büchner, 1889) ZIN 2335 (2815); B3, B4 – Original labels (*ibid.*); B5 – lectotype label; C1, C2 – *ibid.*, holotype of *A. limnophilus flaviventris* (Satunin, 1903) ZIN 6001; C3 – Holotype label. Scale bar = 1 mm.

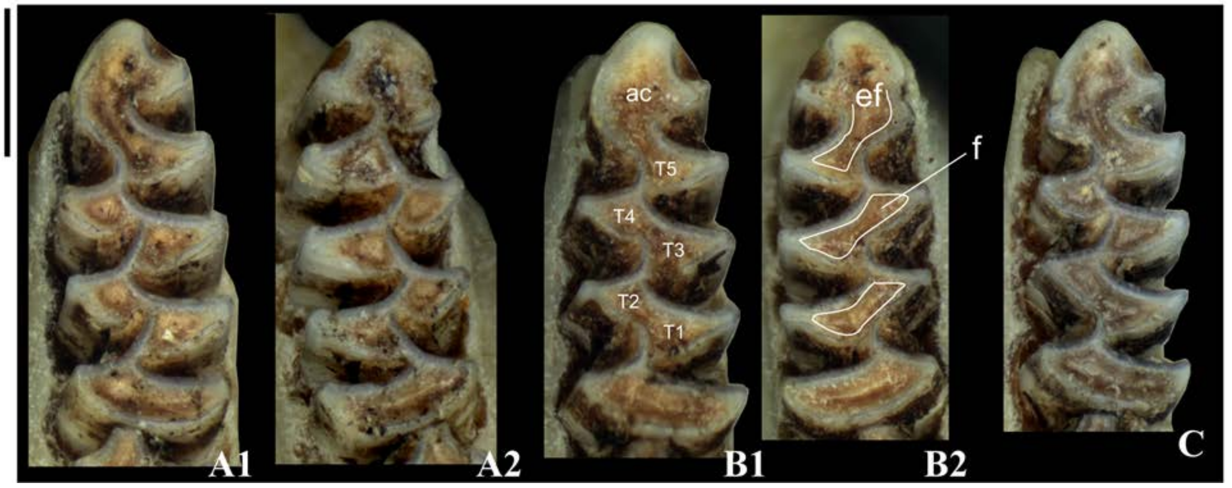


Рис. Прил. 4–6. Зубы m1 рецентных *Alexandromys maximowiczii* из окрестностей п. Малый Амалат (cytB ваучерные экземпляры; природная популяция): A1, A2 – левый и правый m1 (соответственно) экземпляра ZIN 98975; B1, B2 – *ibid*., ZIN 104196; C – левый m1 экземпляра ZIN 104197. Сокращения: ac – передняя непарная петля антероконида m1; ef – "økономуское слияние"; f – слияние эмаль-дентиновых полей основной части зуба; T*n* – треугольники (эмаль-дентиновые поля). Шкала = 1 мм.

Fig. App. 4–6. Teeth m1 of recent *Alexandromys maximowiczii* from Maliy Amalat Village vicinity (cytB voucher specimens; nature population): A1, A2 – left and right m1, correspondingly, of ZIN 98975; B1, B2 – *ibid*., ZIN 104196; C – left m1 of ZIN 104197. Abbreviations: ac – anterior cap of m1 f an anteroconid; ef – oeconomus-like fusion; f – enamel-dentine fields fusion; T*n* – enamel-dentine triangles (fields). Scale bar = 1 mm.